Vergleichende Untersuchung über Vorstreckmechanismen der Oberkiefer bei Fischen

Der Bau und die Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Knochenfischen der Gattungen *Ammodytes* und *Callionymus*

BIBLIOTHEK

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Hermann Kayser
aus Berlin

1962

1210/63

1. Gutachter: Prof. Dr. K. Günther

2. Gutachter: Prof. Dr. W. Ulrich

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Mai 1961

Tag der Promotion: 28 FEB 1962

Veröffentlicht in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 7, Heft 3 (1962)
Verlag Duncker & Humblot, Berlin

(Aus dem I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin,
Direktoren: Prof. Dr. W. Ulrich, Prof. Dr. K. Günther)

Vergleichende Untersuchung über Vorstreckmechanismen der Oberkiefer bei Fischen

Der Bau und die Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Knochenfischen der Gattungen *Ammodytes* und *Callionymus**

Von

HERMANN KAYSER

(Mit 39 Abbildungen)
Eingegangen am 21. August 1961

Inhalt: I. Einleitung S. 322. — II. Material und Methodik S. 323. — III. Allgemeines über Vorstreckmechanismen der Oberkiefer bei Knochenfischen S. 324. — IV. *Ammodytes tobianus* L. Allgemeines (Gestalt, Vorkommen, Nahrung, Rassenbildung) S. 325. — A. Morphologie des Craniums und Viscerocranialapparates von *Ammodytes tobianus* L. S. 326. — 1. Das Knochengerüst S. 326. — a) Das Neurocranium S. 326. — b) Der 1. Kieferbogen und der Kieferstiel S. 331. — c) Die Hyalelemente (2. Kieferbogen und Zungenbein) S. 344. — d) Die Kiemenbögen S. 345. — e) Der Schultergürtel S. 348. — 2. Die Muskulatur S. 349. — a) Die Muskulatur des 1. Kieferbogens S. 349. — b) Die Mulkulatur des 2. Kieferbogens S. 354. — c) Die Muskulatur der Kiembögen S. 358. — d) Die Muskulatur des postbranchialen Vorderdarms S. 364. — e) Der Musculus sternohyoideus und der Ansatz der Rumpfmuskulatur am Schädel S. 365. — B. Die Leistungen des Viscerocranialapparates von *Ammodytes tobianus* L. S. 366. — 1. Der Nahrungsaufnahmeapparat S. 366. — a) der Maxillarapparat S. 367. — b) Der Pharyngealapparat S. 374. — 2. Der Atmungsapparat S. 375. — V. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. Allgemeines (Gestalt, Vorkommen, Nahrung) S. 376. — A. Morphologie des Maxillarapparates von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv S. 376. — B. Die Leistung des Maxillarapparates von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv S. 380. — VI. *Callionymus lyra* L. Allgemeines (Gestalt, Geschlechtsdimorphismus, Verbreitung, Verhalten, Nahrung) S. 383. — A. Morphologie des Craniums und Viscerocranialapparates von *Callionymus lyra* L. S. 383. — 1. Das Knochengerüst S. 383. — a) Das Neurocranium S. 383. — b) Der 1. Kieferbogen und der Kieferstiel S. 389. — c) Die Hyalelemente (2. Kieferbogen) und das Zungenbein S. 399. — d) Die Kiemenbögen S. 399. — e) Der Schultergürtel S. 402. — 2. Die Muskulatur S. 402. — a) Die Muskulatur des 1. Kieferbogens S. 402. — b) Die Muskulatur des 2. Kieferbogens S. 407. — c) Die Muskulatur der Kiemenbögen S. 410. — d) Die Muskulatur des postbranchialen Vorderdarms S. 417. — e) Der Musculus sternohyoideus und der Ansatz der Rumpfmuskulatur am Schädel S. 417. — B. Die Leistungen des Viscerocranialapparates von *Callionymus lyra* L. S. 418. — 1. Der Nahrungsaufnahmeapparat S. 418. — a) Der Maxillarapparat S. 419. — b) Beweglichkeit

* D 188.

des Suspensoriums S. 422. — c) Der Pharyngealapparat S. 425. — 2. Der Atmungsapparat S. 426. — VII. Vergleichende funktionelle Betrachtung der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate von *Ammodytes tobianus* L. und *Callionymus lyra* L. S. 429. — VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse S. 435. — IX. Zeichenerklärungen S. 437. — X. Literaturverzeichnis S. 442.

I. Einleitung

Vorstreckmechanismen der Kiefer treten bei Teleostiern in den verschiedensten Ordnungen unabhängig voneinander auf. Die Entwicklungsmöglichkeit für solche Mechanismen liegt in der Bauweise des Kopfes begründet, dessen viscerocranialer Teil in ein bewegliches Gerüst spangenartiger Knochen aufgelöst ist.

In der vorliegenden Arbeit wurden Fische mit extrem vorstreckbarem Oberkiefer untersucht. Diese Spezialisation soll im Zusammenhang mit der Funktion des gesamten viscerocranialen Apparates des Kopfes betrachtet werden. Erst aus der eingehenden Kenntnis von dessen Anatomie läßt sich die Funktion der einzelnen Bauelemente und ihr Zusammenwirken analysieren.

Die hier verglichenen Fische gehören zur Ordnung der Perciformes (Berg 1958). Die Unterordnung der Ammodytoidei umfaßt nur die Familie der Ammodytidae. Die Unterordnung der Callionymoidei spaltet sich in die Familien der Callionymidae und der Draconettidae auf. Beide Unterordnungen sind als selbständige, unabhängige Sprosse aus dem Wurzelbereich der Perciformes anzusehen, die unabhängig voneinander einen hohen Grad der Spezialisation erreicht haben. (Die Ansicht von Kyle [1923], daß die Ammodytidae von den Clupeidae abstammen, wird von Berg [1958] widerlegt.)

Die funktionell-anatomischen Zusammenhänge einzelner Strukturen des Teleostier-Schädels wurden von Petersen (1914) grundlegend an *Gadus* beschrieben. Weitere Untersuchungen liegen von Holmquist (1910, 1911) über die Absenkung des Unterkiefers, von Woskoboinikoff (1932) über den Apparat der Kiemenatmung und von van Dobben (1937) über den Kiefermechanismus vor. Aber erst in neuerer Zeit ist der Schädel einzelner Teleostier in seiner Gesamtheit funktionell betrachtet worden: Höller (1935), Tschernavin (1948, 1953), Günther und Deckert (1953, 1955, 1959, 1960), Kirchhoff (1958), Kampf (1961).

Eine spezielle Betrachtung des Kieferapparates einzelner Fische wurde von verschiedener Seite in Angriff genommen. Thilo (1920) und Delsman (1925) untersuchten eine Reihe von Fischen mit protraktilem Maule. Weitere Untersuchungen wurden von Jones (1925) über den protraktilen Oberkieferapparat von *Eupomotis gibbosus* L., Edwards (1926) an Catostomiden, Fiebiger (1931) über die Mechanik des Karpfenrüssels und Eaton (1935, 1943) über protraktile Kiefer bei *Cichliden* unternommen. Eine spezielle Arbeit über den Kiefermechanismus von *Zeus pungio* lieferte Hofer (1938). Der Kieferapparat eines Plattfisches wurde von Flüchter (1958) an der Scholle analysiert.

Für verschiedene weitere Teleostier ist eine Protraktilität der Kiefer bekannt, ohne daß es bisher zu einer eingehenden Analyse der Mechanik gekommen wäre. (*Stylophorus chordatus* (Regan 1924), *Eustomias*-Arten (Regan and Trewavas 1930), *Phallostethidae* (Aurich 1937 nach Berg 1958).)

Über die Funktion des Viscerocranialapparates der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Fische finden sich nur bei Thilo (1920) und van Dobben (1937) kurze Beschreibungen. Sie konnten nicht, oder doch nur zum Teil bestätigt werden.

Herrn Professor Dr. K. Günther danke ich für den Vorschlag des Themas und für wertvolle Ratschläge und Hinweise bei meiner Arbeit, Herrn Professor Dr. W. Ulrich für die Gewährung eines Arbeitsplatzes am I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin.

II. Material und Methodik

Die Untersuchungen der Gattung *Ammodytes* wurden an drei Arten durchgeführt.

1. *Ammodytes tobianus* L.
2. *Ammodytes marinus* Raitt.
3. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv.

Eine Anzahl von Tieren der Art *Ammodytes tobianus* L. mit einer Körperlänge zwischen 11 und 12,5 cm stammte aus der Nordsee (Nordspitze der Insel Sylt; im freien Wasser). Ferner standen für die Untersuchung von *Ammodytes tobianus* L. Tiere aus der westlichen Ostsee zur Verfügung (8,5 und 14,3 cm; Howachter Bucht bei Weißenhaus). *Ammodytes marinus* Raitt. wurde in einem Exemplar (ca. 16 cm Länge) in der Kurre westlich von Helgoland gefangen; ein weiteres Tier (15,1 cm Länge) stammte aus der Howachter Bucht in der Ostsee. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. lag teils aus der Nordsee, ohne nähere Fundortangabe, teils aus der Ostsee, aus der Howachter Bucht, vor. Die Länge der Tiere betrug 13—23 cm.

Die Untersuchungen an *Callionymus lyra* L. wurden an Material aus der Nordsee durchgeführt. Die Tiere hatten eine Länge zwischen 13 und 19,5 cm. Sie wurden teils mit der Kurre vor Helgoland gefangen, teils fehlen genauere Angaben über den Fangplatz.

Die funktionell anatomisch orientierten Untersuchungen wurden mit der Präparation frischer und fixierter Tiere durchgeführt (Fixierung mit 70 % Alkohol oder 4 % Formol, Knochen und Knorpel nach Lundvall, bei Romeis 1948, angefärbt; Spaltenholz-Präparate).

Die Beobachtung lebender Tiere war nur bei *Callionymus lyra* L. möglich. Diese Art konnte einige Zeit hindurch lebend im Aquarium gehalten werden. Die Beobachtung des Verhaltens bei der Atmung und Nahrungsaufnahme ergänzte die bei der Präparation gewonnenen Vorstellungen der Funktion des Viscerocranialapparates.

III. Allgemeines über Vorstreckmechanismen der Oberkiefer bei Knochenfischen

Der Bau des Teleostierkopfes ist durch die große Beweglichkeit seiner viscerocranialen Elemente charakterisiert. Sie wurde durch die Sprengung der dermalknöchernen Kopfkapsel der Palaeonisciden ermöglicht, die als Vorfahren der Teleostier s. str. anzusehen sind (Gregory 1933, Hofer 1945). Die Lockerung der festen Kopfkapsel ermöglichte eine gesteigerte Splanchnokinetik, die den biologischen Vorteil einer intensiveren Atemwasserversorgung mit sich brachte. Wie Günther und Deckert (1959) in diesem Zusammenhang zeigten, machte die Steigerung der Stoffwechselintensität die Teleostier s. str. von der Lungenfunktion der Schwimmblase unabhängig und erlaubte ihnen, die Weiten und Tiefen der Ozeane zu besiedeln.

Die Lockerung der knöchernen Kopfkapsel bedeutete jedoch neben dem Verlust eines festen Gaumens (Hofer 1945) zugleich die Aufgabe eines festen Widerlagers für den „neuen" Oberkiefer am Schädel. Maxillare und Praemaxillare büßten ihre ursprüngliche Beißfunktion weitgehend ein. Nur an der Spitze des Neurocraniums bewahrten sie ihre Befestigung. Im Verlaufe dieser Entwicklung wurde die Kieferfunktion an die Spitze des Maules vorverlegt. Der Kieferstiel (Günther und Deckert 1953) richtete sich bei der Mehrzahl der Teleostier nach vorn.

Wie Hofer (1945) ausführte, konnte nach alledem das Maxillare, das nun die Bewegungen der Mundrandfalte mitmacht, mit seinem rostralen, das Praemaxillare unterlagernden Teil zu einem Hebel entwickelt werden, der die Loslösung des Praemaxillare vom Ethmoidalknorpel bewirkte. Aus einem starren Fangkiefer wird ein beweglicher Greifkiefer, der auf das Beuteobjekt zu bewegt werden kann.

Die neu erlangte Freiheit der Bewegung von Maxillare und Praemaxillare wird in ganz neuen funktionellen Zusammenhängen durch Ausbildung eines Maxillarapparates zum seitlichen Verschluß

des geöffneten Kieferwinkels ausgenutzt (Günther 1953, Kirchhoff 1958).

Durch die Bildung einer Wange (Günther 1953) konnten die Teleostier zur Kleinbrocken- und Suspensionsnahrung übergehen, die mit dem Atemwasser zusammen eingesogen wird. Die Kiefer, die die Nahrung nicht mehr zu ergreifen brauchen, reduzieren ihre Bezahnung.

Im Extremfalle kommt es in verschiedenen Ordnungen der Teleostier unabhängig voneinander zu einer fast vollständigen Loslösung des Praemaxillare von der Schädelspitze. Es kann bei der Maulöffnung auf verschiedene Weise vorgestülpt werden und verlängert die Mundhöhle in Richtung auf die Beute zu.

IV. *Ammodytes tobianus* L.

Allgemeines (Gestalt, Vorkommen, Nahrung, Rassenbildung)

Der Körper der *Ammodytidae* (Sandspierlinge) ist langgestreckt, der Kopf zugespitzt und die Mundöffnung liegt oberständig. Bauchflossen und Schwimmblase fehlen. Die Schuppen sind klein und cycloid. Einzelnen Arten fehlen sie teilweise.

Ammodytes tobianus L. (syn. *Ammodytes lancea* Cuv.), der kleine Sandspierling, Sandaal oder Tobiasfisch, unterscheidet sich von anderen *Ammodytes*-Arten neben Flossenmerkmalen dadurch, daß seine Praemaxillaria vorstülpbar sind.

Die Färbung ist auf dem Rücken bräunlich-grau bis grünlich, an den Seiten silberweiß. Die Länge beträgt gewöhnlich 15 bis höchstens 20 cm.

Seine Verbreitung reicht von der Murman-Küste über W-Europa und Island bis Gibraltar und von Grönland bis Kap Hatteras; in der Nordsee und Ostsee ist er überall anzutreffen (Ehrenbaum 1936).

Ammodytes tobianus L. lebt im flachen Wasser in Küstennähe. Er kann sich in den Sandgrund eingraben. Er wird aber auch in der offenen See zuweilen in Schwärmen in 40 bis 50 m tiefem Wasser oft nahe der Oberfläche angetroffen. Im Winter zieht er sich in tiefere Wasserschichten und in Bodennähe zurück (Ehrenbaum 1936). Die Nahrung besteht hauptsächlich aus Planktonbestandteilen. Im Magen einzelner für die vorliegende Arbeit untersuchter Exemplare wurden Krebschen aus der Familie der *Mysidaceen* gefunden. Ehrenbaum (1936) fand als Nahrung zeitweise (im Winter) Kieselalgen (*Coscinodiscus*) oder auch Fischlarven, z. B. Heringslarven und Jugendformen der eigenen Art.

Durch Kändler (1941) wurde für *Ammodytes tobianus* L. das Vorhandensein zweier Saisonrassen nachgewiesen, von denen die eine im Frühjahr (März bis Mai) und die andere im Spätsommer (August bis September) laicht. Morphologisch unterscheiden sich beide Rassen durch die Anzahl der Wirbel und Flossenstrahlen.

Für die funktionelle Analyse des Viscerocranialapparates war eine Unterscheidung der beiden Rassen nicht erforderlich.

Eine neue *Ammodytes*-Art, die *A. tobianus* L. sehr nahe steht, wurde 1934 von Raitt beschrieben und *Ammodytes marinus* Raitt. genannt.

Ammodytes marinus Raitt. gleicht der Art *Ammodytes tobianus* L. in der Vorstülpbarkeit der Praemaxillaria und in verschiedenen Flossenmerkmalen. Der charakteristische Unterschied liegt in der Anzahl der Wirbel und der Strahlen der Flossen begründet.

Die Kenntnis der Verbreitung zeigt, daß *Ammodytes marinus* Raitt. als Hochseeform anzusehen ist, während *Ammodytes tobianus* L. mehr die Küstennähe bevorzugt.

Für die hier vorliegende Arbeit wurde auch die Art *Ammodytes marinus* Raitt mit herangezogen. Bei der funktionsmorphologischen Untersuchung konnte dabei kein Unterschied im Bau und in der Funktion des Viscerocranialapparates von *Ammodytes marinus* Raitt. im Vergleich zu *Ammodytes tobianus* L. festgestellt werden.

A. Morphologie des Craniums und Viscerocranialapparates von *Ammodytes tobianus* L.

1. Das Knochengerüst

a) Das Neurocranium

Über die Osteologie des Schädels von *Ammodytes tobianus* L. finden sich in der Literatur einzelne Angaben bei Jourdain (1879), Regan (1913), Gregory (1933) und Berg (1958). Eine zusammenfassende anatomische Beschreibung ist bisher noch nicht unternommen worden.

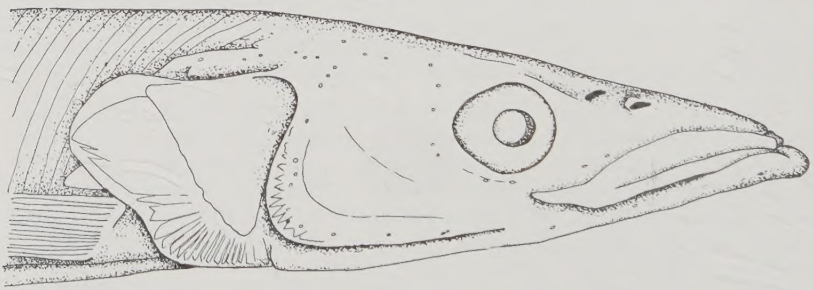

Abb. 1. *Ammodytes tobianus* L.: Kopf- und Rumpfvorderteil in Seitenansicht; Habitusbild.

Das Neurocranium von *Ammodytes tobianus* L. ist langgestreckt (Abb. 2, 3, 4). Das Verhältnis von Länge zu Breite beträgt etwa 1 : 3. Die breiteste Stelle des Schädels liegt kaudal in der Höhe der

Craniohyomandibulargelenke. Die Streckung des Schädels ist jedoch nicht gleichmäßig und betrifft besonders die Partie der Frontalia, die Ethmoidalregion, Vomer und Parasphenoid.

Die Frontalia (Abb. 2, 3, 4, 18: Fr) sind an ihrer ventralen Seite durch eine Längsleiste verstärkt, die im kaudalen Bereich an den lateralen Rand zieht. Sie dient zur Versteifung des Schädeldaches. Die Lateralethmoide (Abb. 2, 3, 4, 18: Le) besitzen lateral

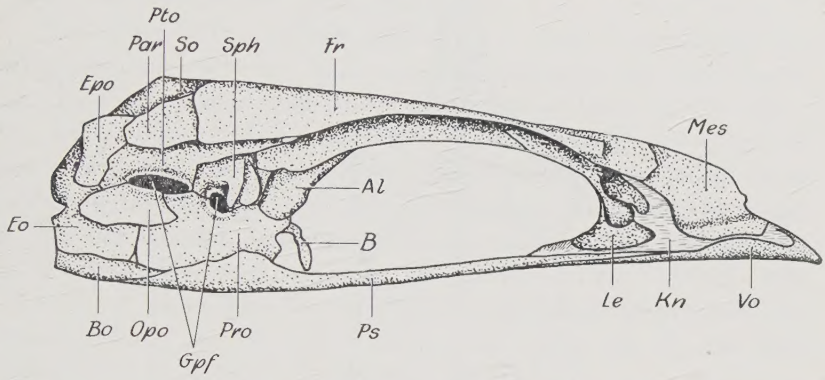

Abb. 2. *Ammodytes tobianus* L.: Neurocranium; Ansicht von der rechten Seite.

einen Gelenkkopf für die Articulation mit dem Lacrymale (Abb. 11: La). Medial treffen sich die Lateralethmoide beider Seiten in der Medianebene ventral vom Frontale und Mesethmoid und stützen sich gegeneinander ab.

Die vorderste Partie des Schädels ist in der Dorsalansicht schmal und lang. Sie bildet die Stütze für den Maxillarapparat. Das Mesethmoid (Abb. 2, 3, 4, 8, 18: Mes) ist seitlich stark zusammengedrückt und bildet eine in der Medianen senkrecht stehende Fläche. Hierdurch wird eine Verstrebung der leicht gebauten Schädelspitze in der Vertikalen erreicht. Mit seinem kaudalen Ende ist das Mesethmoid ein kurzes Stückchen zwischen die Frontalia eingeschaftet. Der rostro-ventrale Teil verbreitert sich etwas und bedeckt den schmalen Ethmoidalknorpel dorsal (Abb. 2, 3, 4: Kn). Zwischen Mesethmoid und Lateralethmoid bleibt der Knorpel unbedeckt. Beide Knochen berühren sich nicht.

Die Prootica (Abb. 2, 4: Pro) sind kräftig entwickelt. An ihren rostralen Spitzen ist das relativ kleine unpaare Basisphenoid befestigt (Abb. 2, 4: B). Es besitzt einen ventral gerichteten Fortsatz, der, in der Medianebene gelegen, bis zum Parasphenoid reicht. Zwi-

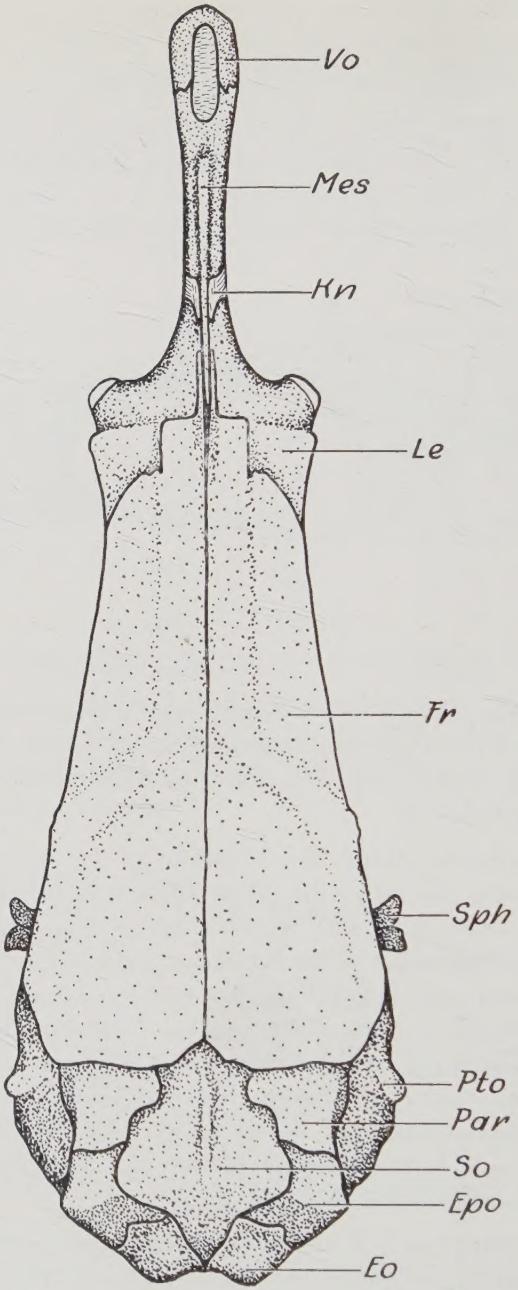

Abb. 3. *Ammodytes tobianus* L.: Neurocranium; Ansicht von oben.

schen den Prootica und den Frontalia liegen die Alisphenoide (Abb. 2, 4: Al).

Die laterale Begrenzung der kaudalen Schädelregion wird auf jeder Seite vom Sphenoticum und Pteroticum gebildet. Das Sphenoticum (Abb. 2, 3, 4: Sph) besitzt lateral zwei Fortsätze, an denen der Musculus levator arcus palatini *(1)* ansetzt. Der Ursprung dieses Muskels wird durch die Fortsätze weit latero-dorsad über das Craniohyomandibulargelenk hinausgeschoben.

Das Gelenk ist zweiteilig (Abb. 2, 4: Gpf). Die rostrale Gelenkpfanne liegt auf der Naht zwischen Sphenoticum und Prooticum, die caudale wird vom Pteroticum gebildet (Abb. 2, 3, 4: Pto). Die Achse dieses Scharniergelenks verläuft schief zur Sagittal- ebenso wie zur Horizontalebene von caudad-dorsad-laterad nach rostrad-ventrad-mediad, wie es bei Teleostiern allgemein die Regel ist. Die sich aus der Stellung der Gelenkachse ergebenden funktionellen Besonderheiten wurden von Petersen (1914) und Günther und Deckert (1953) ausführlich besprochen. Im Zusammenhang mit der Kiefersuspension sollen sie für die hier bearbeiteten Fische erneut diskutiert werden.

Die latero-kaudale Ecke des Neurocraniums wird auf jeder Seite vom Epioticum gebildet (Abb. 2, 3, 4: Epo): Kaudal schließen sich die Occipitalia an. Die Exoccipitalia (Abb. 2, 3, 4: Eo) und das Basioccipitale (Abb. 2, 4: Bo) bilden gemeinsam die geschlossene Gelenkpfanne für den ersten Wirbel. Sämtliche Wirbel sind verknöchert. Die Opisthotica (Abb. 2, 4: Opo) liegen lateral den Exoccipitalia und den Prootica auf und verdecken die Naht zwischen beiden Knochen in ihrem dorsalen Bereich.

Das Supraoccipitale (Abb. 2, 3: So) ist verhältnismäßig groß. Es trägt auf seiner Oberseite eine kurze Crista zum Ansatz für die Rumpfmuskulatur und reicht vorn bis zu den Frontalia. Dabei schiebt es sich zwischen die kleinen Parietalia (Abb. 2, 3: Par), die ebenso wie das Supraoccipitale selbst an ihrer Rostralkante von den Frontalia überlagert werden.

Dem Schädel liegen oberflächlich noch einige Knochen in der Haut auf: die Nasalia (Abb. 11: Nas) und die an Zahl reduzierten Suborbitalia, deren vorderes, das Lacrymale (Abb. 11: La), sich ventro-lateral an das Nasale anschließt. Zwischen beiden Knochen liegt die vordere und hintere Nasenöffnung (Abb. 1). Das Lacrymale ist durch sein Gelenk mit dem Lateralethmoid beweglich am Neurocranium abgestützt.

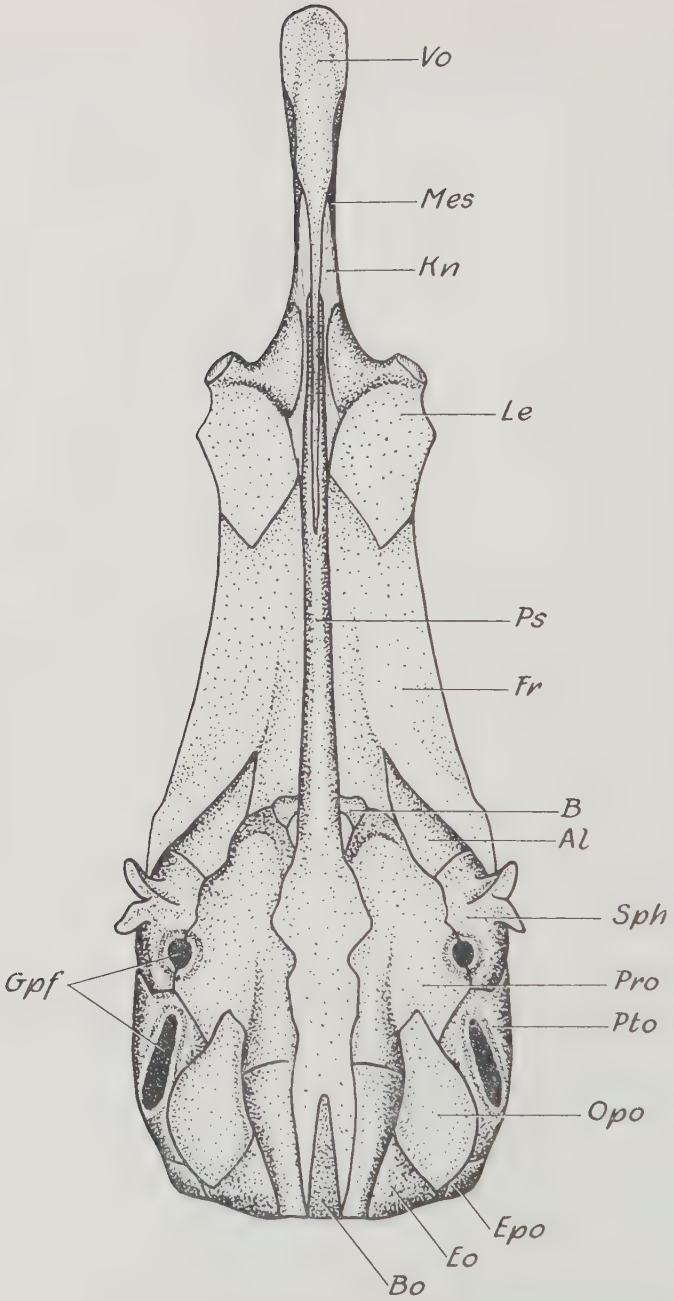

Abb. 4. *Ammodytes tobianus* L.: Neurocranium; Ansicht von unten.

Ein Tabulare (Abb. 11: Tab) ist jederseits ausgebildet. Es liegt lateral von Parietale und Pteroticum in der Haut über der Muskulatur. Es hat T-förmige Gestalt, ist ebenfalls röhrenförmig und nimmt den sich hier gabelnden Sinneskanal auf. Bei einigen der untersuchten Exemplare bildete der dorsale Ast des Tabulare ein selbständiges, kleines, röhrenförmiges Stück.

Der Augapfel von *Ammodytes tobianus* L. ist durch zwei Scleralknochen (Abb. 11: Sclr) verstärkt. Sie liegen an der rostralen und kaudalen Außenfläche und sind schalenförmig. Scleralknochen sind bei Teleostiern als phylogenetisch primitives Merkmal anzusehen.

b) Der erste Kieferbogen und der Kieferstiel

Ammodytes tobianus L. besitzt einen hochspezialisierten Maxillarapparat. Er besteht aus den Maxillaria, den Praemaxillaria und dem Rostralknorpel. Mehrere Bänder und Knorpelelemente verbinden seine Teile untereinander, mit dem Schädel und mit dem Unterkiefer.

Bei geschlossenem Maule ist der Apparat eng zusammengefaltet und bildet mit dem Unterkiefer zusammen die pfeilförmige Spitze des Kopfes. Bei geöffnetem Maule entfaltet er sich zu einer nach vorn ausgestülpten offenen Röhre.

Maxillare und Praemaxillare sind sehr beweglich am Schädel befestigt. Das Maxillare (Abb. 5, 8, 11, 12, 18: Mx) ist ein langgestreckter, dünner Knochen. Es ist unbezahnt. Cranioproximal ist das Maxillare mit einem Gelenkkopf am Schädel angelagert. Ein Knorpelelement ist zwischengeschaltet. Außerdem sind mehrere Fortsätze ausgebildet, mit denen es mit dem Rostralknorpel und dem Praemaxillare beweglich in Verbindung tritt.

Um bei der Beschreibung eine Orientierung zu ermöglichen, soll im folgenden die Längsachse des Maxillare senkrecht stehend gedacht werden, wie es Abb. 6 zeigt.

Der craniale, fast kugelförmige Gelenkkopf des Maxillare (Abb. 6, 12, 18: cr Gko) ist kaudad gerichtet. Er ist in die Spitze eines zylinderförmigen Knorpels drehbar eingelassen. Mit ihm ist er durch Bindegewebe auf jeder Seite fest verbunden. Der Knorpel, als cranialer Gelenkknorpel des Maxillare bezeichnet (Abb. 5, 8, 18: Cg), stützt sich mit seinem anderen Ende gegen das Neurocranium ab. Er liegt der rostro-dorsalen Fläche des Vomer auf. Mit lockerem Bindegewebe ist er an seiner Basis medial mit dem Rostralknorpel (R, Abb. 5, 8) verbunden. Der craniale Gelenkknorpel des Maxillare ist im Querschnitt oval; die längere Achse liegt in der Sagittalebene des Fisches, die kürzere in der Frontalebene. Der Knorpel ist der

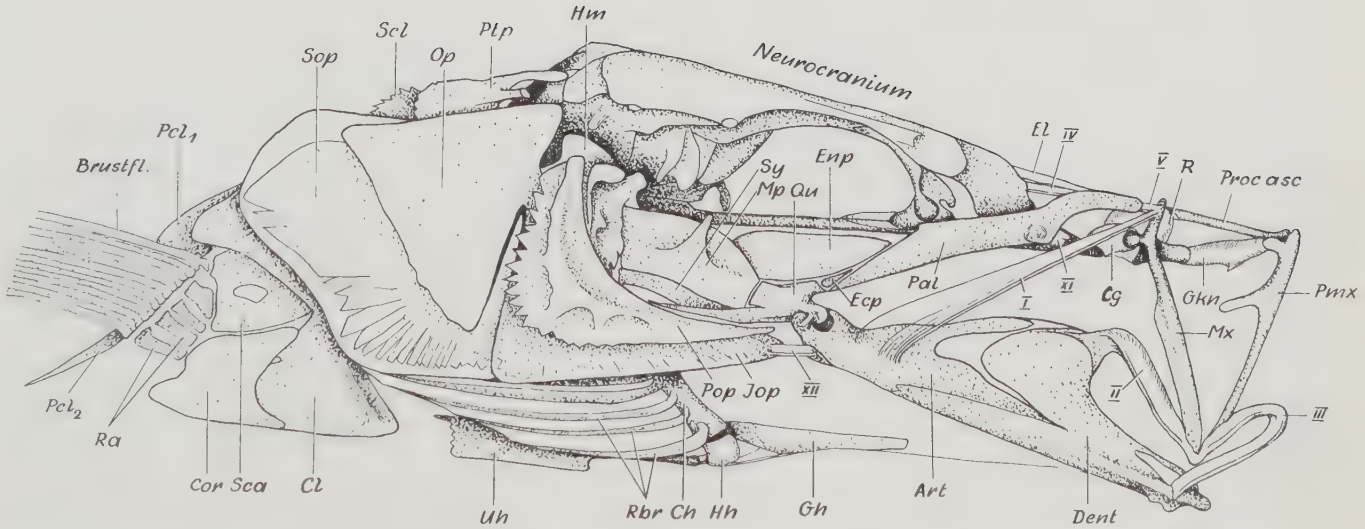

Abb. 5. *Ammodytes tobianus* L.: Syncranium mit dem Schultergürtel; Ansicht von der rechten Seite. Kiefer geöffnet, Maxillarapparat maximal entfaltet. Knochen- und Bänderpräparat.

knorpeligen Zwischengelenkscheibe homolog, die sich bei vielen anderen Teleostiern zwischen Maxillare und Cranium befindet. Die hier bei *Ammodytes tobianus* L. so beträchtliche Vergrößerung dieser Zwischengelenkscheibe zu einem ovalen, bindegewebig-knorpeligen Zylinder ist funktionell bedingt und steht im Zusammenhang mit der besonderen Beweglichkeit des Maxillare und Praemaxillare.

Die am cranio-proximalen Teil des Maxillare ausgebildeten Fortsätze stehen ebenfalls mit der Funktion des Maxillarapparates im Zusammenhang.

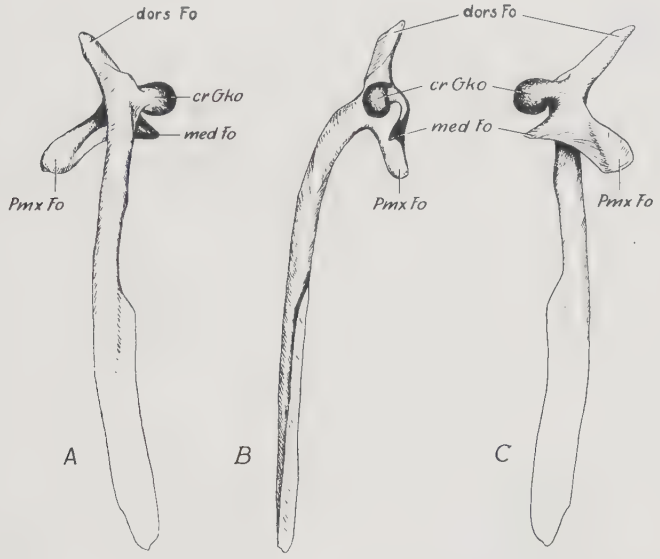

Abb. 6. *Ammodytes tobianus* L.: Linksseitiges Maxillare. A: Ansicht von lateral; B: Ansicht von kaudal; C: Ansicht von medial.

Mediad-ventrad vom cranialen Gelenkkopf ist das Maxillare in zwei Fortsätze ausgezogen. Der eine richtet sich kaudad, trifft in der Medianen mit dem entsprechenden Fortsatz des Maxillare der Gegenseite zusammen und ist bindegewebig mit diesem verbunden. Er soll medialer Fortsatz des Maxillare (Abb. 6, 18: med Fo) genannt werden. An der Verbindungsstelle der beiderseitigen medialen Fortsätze der Maxillaria ist der Rostralknorpel (Abb. 8, 12, 18: R) befestigt. Auch diese Verbindung besteht aus Bindegewebe und gestattet eine Bewegung des Rostralknorpels gegen die Maxillaria.

Der zweite der mediad-ventrad vom cranialen Gelenkkopf des Maxillare entwickelten Fortsätze richtet sich rostrad. Er soll Prae-

maxillarfortsatz des Maxillare genannt werden (Abb. 6, 18: Pmx Fo). Er ist schaufelförmig verbreitert. Über einen stabförmigen Knorpel steht er mit dem Praemaxillare beweglich in Verbindung. Dieser Knorpelstab, als Gelenkknorpel zwischen Maxillare und Praemaxillare bezeichnet (Abb. 5, 8, 18: Gkn), ist auf der Rostrodorsal-Seite des Praemaxillarfortsatzes des Maxillare bindegewebig befestigt. Von hier zieht er dorsad-rostrad gerichtet an die Innenseite des Gelenkfortsatzes des Praemaxillare (Abb. 3, 8: art proc).

Auch er ist einer Zwischengelenkscheibe homolog, die das gegeneinander bewegliche Praemaxillare und Maxillare verbindet und zugleich gegeneinander abfedert. Die stabförmige Länge des Gelenkknorpels ermöglicht die weite Rostradführung des Praemaxillare bei der Aufstellung des Maxillarapparates.

Am cranioproximalen Kopf des Maxillare ist noch ein dritter Fortsatz vom cranialen Gelenkkopf aus rostrad-dorsad gerichtet und soll dorsaler Fortsatz des Maxillare (Abb. 6: dors Fo) genannt werden. Bei *Ammodytes tobianus* L. endet er in einer Spitze. Festes Bindegewebe, das sich zu einem Bande verdichtet (Ligamentum intermaxillare, Abb. 8: VII) verbindet die dorsalen Spitzen der beiderseitigen Maxillaria über die Processus ascendentes der Praemaxillaria hinweg miteinander.

Das Praemaxillare (Abb. 5, 7, 8, 11, 12, 18: Pmx) ist fast ebenso lang wie das Maxillare. Es ist gleichfalls langgestreckt und dünn und völlig unbezahnt. Es bildet die obere Begrenzung des Maules. Am Praemaxillare sind drei Fortsätze entwickelt. Allgemein für percoide Teleostier wurden sie schon von Allis (1909) und Gregory (1933) beschrieben und benannt.

Ammodytes tobianus L. zeigt sie in sehr ausgeprägter und zum Teil höchst abgeleiteter Form:

1. An der rostralen Spitze des Praemaxillare liegt der Processus ascendens (Abb. 5, 7, 8, 12, 18: Proc asc). Er ist ein stabförmiger, kaudad gerichteter Knochen. Mit dem übrigen Teil des Praemaxillare bildet er kein einheitliches Stück, sondern ist mit ihm durch eine Syndesmose beweglich verbunden (Abb. 7). Diese Verbindung gestattet es, daß der Winkel zwischen der Längsachse des Processus ascendens und der des Praemaxillare von ca. 35° auf ca. 85° erweitert werden kann (Abb. 18 A, B, C, Abb. 38 A, B). Der Drehpunkt liegt an der rostralen, stumpfen Spitze des Processus ascendens.

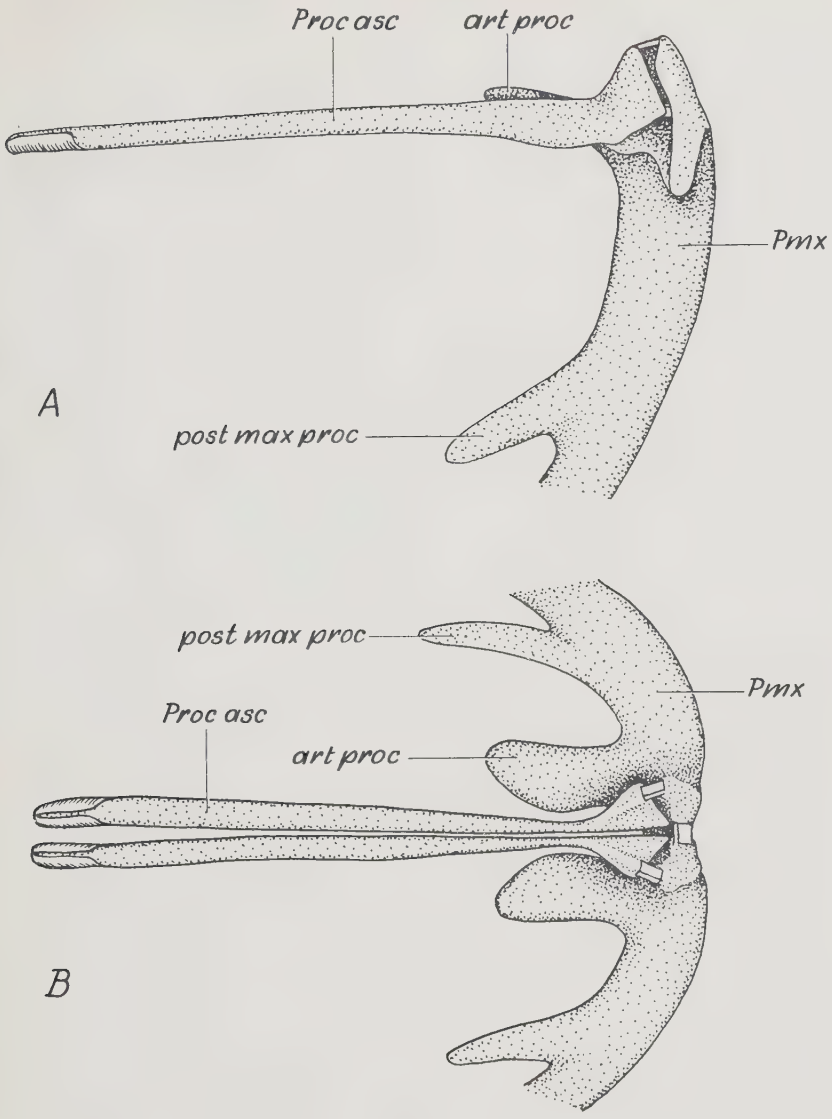

Abb. 7. *Ammodytes tobianus* L.: A: Cranioproximaler Abschnitt des linksseitigen Praemaxillare mit dem Processus ascendens. Ansicht von medial. B: Cranioproximale Abschnitte der Praemaxillaria mit den Processus ascendentes. Dorsalansicht.

Meines Wissens ist für Teleostier eine gelenkige Verbindung an dieser Stelle bisher noch nirgendwo beobachtet worden. In der Regel ist es so, daß der Processus ascendens vom Praemaxillare ausgeht und mit ihm ein einheitliches Stück bildet. Die Länge des Processus steht dabei im Zusammenhang mit der Vorstülpbarkeit der Oberkiefer.

Es stellt sich hier die Frage nach dem Ursprung des Processus ascendens des Praemaxillare. Allis (1909, p. 24) war der Ansicht, daß Praemaxillare und Processus ascendens des Praemaxillare ursprünglich zwei getrennte Elemente gewesen seien, die zu einem Stück verschmolzen sind. Der Processus ascendens des Praemaxillare soll dabei ein ethmoidales Element sein. Gregory (1933) folgt in seiner umfassenden, vergleichend morphologisch orientierten Arbeit über Fischschädel jedoch nicht der Auffassung von Allis. Er nimmt an, daß der Processus ascendens vom Praemaxillare selbst gebildet wird.

Nach ihm ist also die Trennung von Praemaxillare und Processus ascendens des Praemaxillare in zwei selbständige, gegeneinander bewegliche Knochenelemente bei dem hier untersuchten *Ammodytes tobianus* als phylogenetisch sekundäres Merkmal aufzufassen.

Eine genauere Klärung der Verhältnisse könnte eine Untersuchung der Ontogenie der Knochen an Embryonal- und Jugendstadien herbeiführen.

Das Verständnis für diese Spezialisation läßt sich aus der Funktion des Maxillarapparates gewinnen. Im Zusammenhang mit der Besprechung der Leistung des Maxillarapparates und des Problems des Wirkungswinkels der Mundöffnung soll auf diese Frage näher eingegangen werden.

Das kaudale Ende des Processus ascendens des Praemaxillare ist am Rostralknorpel mit Bindegewebe befestigt (Abb. 8, 12, 18. 38: R). Die Verbindung ist nicht starr, sondern entspricht einer Syndesmose, deren Bewegungsachse quer zur Körperlängsachse horizontal verläuft. Um die Achse herum können sich beide Teile wie um ein Scharnier gegeneinander bewegen.

Eine so weitgehende gelenkige Verbindung an dieser Stelle ist bei Teleostiern ebenfalls ungewöhnlich.

Die Syndesmose, die bei *Ammodytes tobianus* L. beide Teile verbindet, erlaubt es dem Rostralknorpel, eine Drehbewegung unabhängig vom Processus ascendens auszuführen. Diese Drehbewegung spielt bei der Ausstülpung des Maxillarapparates eine ausschlaggebende Rolle; sie verläuft in der Sagittalen.

2. Der zweite Fortsatz des Praemaxillare (Abb. 7, 8: art proc) entspringt dicht lateral neben dem Processus ascendens. An diesem „Gelenkfortsatz des Praemaxillare" (Allis 1909) ist medial der Gelenkknorpel zwischen Maxillare und Praemaxillare (Abb. 5, 8, 18: Gkn) befestigt, der Maxillare und Praemaxillare miteinander verbindet.

3. Auf der dorso-kaudalen Kante des Praemaxillare ist noch ein dritter Fortsatz ausgebildet (Abb. 7, 8: post max proc), „the postmaxillary process of the premaxilla" nach Allis (1909). Bei geschlossenem Maule schiebt er sich unter den lateralen Teil des Maxillare und verhindert so eine laterale Verschiebung des Prae-

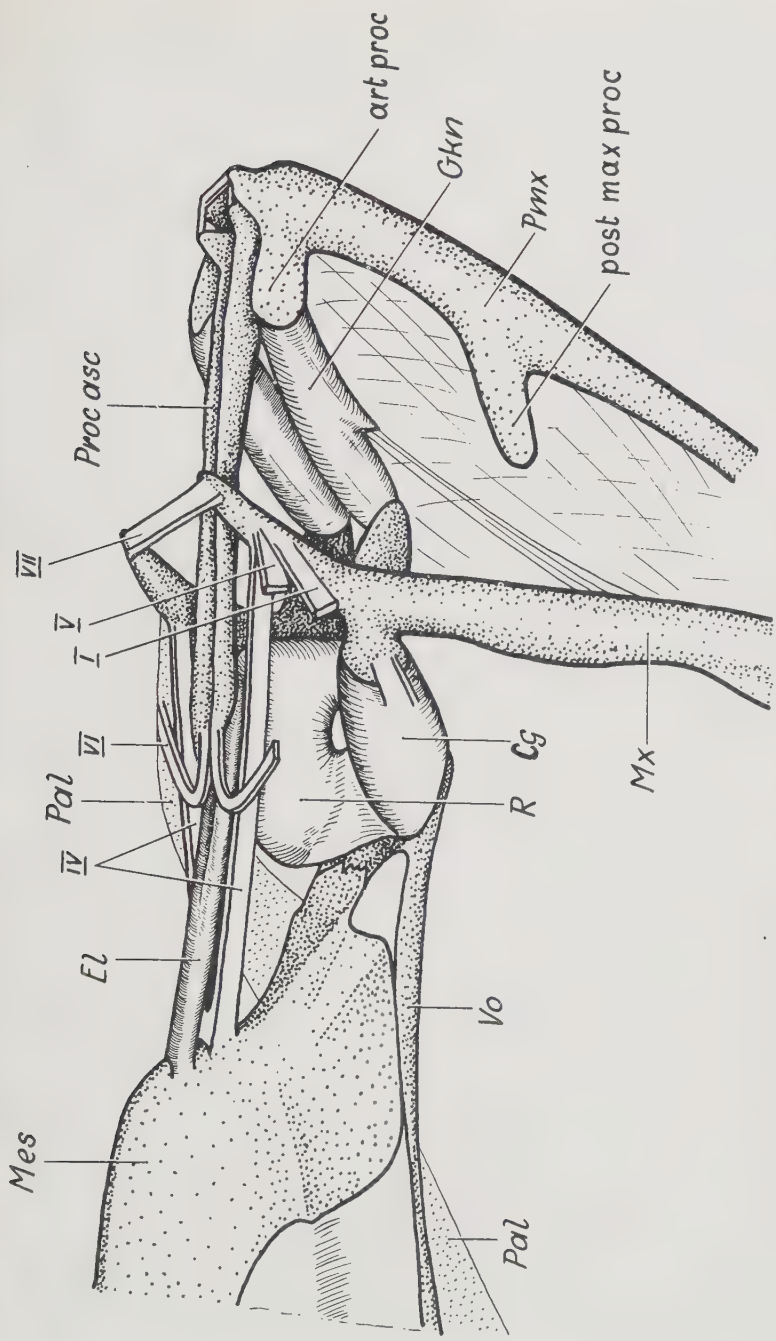

Abb. 8. *Ammodytes tobianus* L.: Rostraler Teil des Kopfes, Maxillarapparat halb entfaltet. Die Körperdecke, die Nasalia und Lacrymalia und das rechtsseitige Palatinum wurden entfernt. Ansicht schräg von rechts oben.

maxillare (Abb. 18 A). Er liegt dann in dem Winkel zwischen lateralem Teil des Maxillare und dem Praemaxillarfortsatz des Maxillare.

Rechtsseitiges und linksseitiges Praemaxillare sind an den rostralen Spitzen syndesmotisch miteinander verbunden. Ebenso sind die Processus ascendentes der Praemaxillaria ihrer ganzen Länge nach mit ihren medialen Seiten durch Bindegewebe aneinander befestigt. Beide Verbindungen erlauben eine leichte Spreizung der Oberkieferäste bei der Maulöffnung.

Der Rostralknorpel (Bezeichnung nach Allis 1909; Homologisierung unsicher: Hofer 1938, 1945) von *Ammodytes tobianus* L. hat eine scheibenförmige Gestalt (Abb. 8, 12, 18, 38: R). Diese Scheibe steht in der Medianebene senkrecht. Sie besteht aus hyalinem Knorpel. Die Form ist nicht kreisrund, sondern bei geschlossenem Maxillarapparat rostrad vorgewölbt. Hierdurch entsteht eine stumpfe Spitze. An dieser Spitze sind die medialen Fortsätze der Maxillaria (med Fo) beweglich mit kurzem Bindegewebe befestigt.

Auf der bei geschlossenem Maxillarapparat dorsalen Kante des Rostralknorpels liegt die wie ein Scharniergelenk mit Querachse funktionierende Syndesmose, die ihn mit den kaudalen Enden der Processus ascendentes der Praemaxillaria (Proc asc) verbindet. Die ventrale Kante des Rostralknorpels ist in ihrem kaudalen Bereich mit lockerem Bindegewebe auf jeder Seite an der Innenseite der Basis des cranialen Gelenkknorpels des Maxillare (Cg) befestigt. Diese cranialen Gelenkknorpel fassen also den Rostralknorpel auf jeder Seite ein und sind mit ihm an der Basis verbunden. Der ganze Knorpelkomplex ruht auf der rostro-dorsalen Fläche des Vomer und des Ethmoidalknorpels.

Die Teile des Maxillarapparates sind untereinander, mit dem Schädel und mit dem Unterkiefer durch mehrere Bänder verbunden: Von der dorso-rostralen Kante des Mesethmoides ziehen zwei leicht nach vorn divergierende Bänder an die Außenseite des dorsalen Fortsatzes jedes Maxillare (Abb. 5, 8, 11, 12, 18: IV). Die Bänder (Ligamentum mesethmo-maxillare) liegen bei geschlossenem Maule medial von den cranialen Gelenkköpfen der Maxillaria. Sie werden von zwei dünnen Bändern überkreuzt, die vom kaudalen Ende des Processus ascendens jeder Körperseite zur dorsalen Kante des Palatinums verlaufen (Abb. 8, 12: VI. Ligamentum palato-praemaxillare).

Dieser Bänderkomplex entspricht dem Ligamentum tricruciatum, das von Petersen (1914) für *Gadus* beschrieben wurde und bei vielen anderen Teleostiern mit beweglichem Oberkiefer anzutreffen ist. Es fehlt hier allerdings die dritte Überkreuzung, da die Bänder zwischen Praemaxillare und Palatinum, ohne sich zu kreuzen, nebeneinander an der Verbindung zwischen Processus ascendens und Rostralknorpel ansetzen.

Zwischen dem Mesethmoid und dem Rostralknorpel besteht ebenfalls eine Verbindung. Sie wird von einem elastischen Gewebestrang gebildet, der unmittelbar über der Ansatzstelle des Ligamentum mesethmo-maxillare am Mesethmoid ansetzt. Nach vorn gabelt er sich und verläuft jederseits an die Seite des Rostralknorpels unterhalb der Ansatzstellen der Processus ascendentes der Praemaxillaria (Abb. 5, 8, 12, 18: El, Elastischer Gewebestrang). Dieser Gewebestrang ist so dehnbar, daß er der Rostrad-kaudad-Bewegung des Rostralknorpels folgt, ohne sie zu behindern.

Die Spitzen der dorsalen Fortsätze der Maxillaria beider Körperseiten sind über die Processus ascendentes der Praemaxillaria hinweg durch Bindegewebe miteinander verbunden (Abb. 8: VII). Dieses Bindegewebe setzt sich kaudal fort und verbindet die rostralen Enden der beiderseitigen Palatina und die Lacrymalia und Nasalia an ihren dorsorostralen Kanten quer über die Körpermitte hinweg. Es bildet ein schützendes festes Dach, unter dem der Rostralknorpel mit den Processus ascendentes der Praemaxillaria vor- und zurückgleitet.

Ein kurzes Band befestigt die rostrale Spitze des Palatinums an der lateralen Seite des dorsalen Fortsatzes des Maxillare (Abb. 5, 8, 11, 12: V, Ligamentum palato-maxillare).

Außerdem tritt das rostrale Ende des Palatinums auch mit dem cranialen Gelenkknorpel des Maxillare in Verbindung. Sehniges Bindegewebe zieht von der Ventralkante des Palatinums ventrad gerichtet an die Lateralseite der Basis des Knorpels.

Drei Bänder verbinden Oberkiefer und Unterkiefer mit einander. Das Ligamentum primordiale (Abb. 5, 8, 18: I) setzt an der lateralen Seite des dorsalen Fortsatzes des Maxillare an. Es zieht kaudad-ventrad gerichtet lateral am cranialen Gelenkkopf des Maxillare vorbei. Seine Fasern strahlen teilweise in die Wangenhaut aus. Erst kurz vor der Befestigungsstelle an der Außenseite des Articulare verdichten sie sich wieder zu einem festen Bande. Im rostralen Teil, kurz vor seinem Ansatz am Maxillare, nimmt das Ligamentum primordiale die Sehne der zum Maxillare ziehenden

Portion des Musculus adductor mandibulae (5) auf und vereinigt sich mit ihr.

Die zwei weiteren Bänder, die Unterkiefer und Oberkiefer miteinander verbinden, unterscheiden sich von den vorher beschriebenen Ligamenten dadurch, daß in sie knorpeliges Bindegewebe eingelagert ist. Sie sind hierdurch sehr dick, im Querschnitt rund oder oval und haben die Gestalt eines biegsamen Stabes. Sie können daher nicht nur auf Zug, sondern auch auf Druck beansprucht werden.

Das eine der beiden Bänder setzt am Coronarfortsatz des Dentale an. Hier ist ein Knorpelpolster ausgebildet. Es zieht von hier zum craniodistalen, lateralen Ende des Maxillare (Abb. 5, 18: II). Petersen (1914) nannte es Ligamentum maxillo-mandibulare mediale.

Das andere Band ist seitlich an der Spitze des Unterkiefers befestigt und verläuft zum craniodistalen, lateralen Ende des Praemaxillare. Von hier setzt es sich fort zum craniodistalen Ende des Maxillare und verbindet beide Knochen miteinander (Abb. 5, 11, 12, 18: III). Dieses Band, das Petersen Ligamentum maxillo-mandibulare anterius nannte, bildet die vordere untere Begrenzung des Maules.

Beide Bänder spielen bei der Voranführung von Maxillare und Praemaxillare durch die Absenkung des Unterkiefers eine wichtige Rolle.

Zwischen Maxillare und Praemaxillare ist eine dünne Haut ausgespannt (Abb. 8). Bei geschlossenem Maul ist sie zusammengefaltet. Bei geöffnetem Maul spannt sie sich zwischen Maxillare und Praemaxillare aus. Sie ist durch Sehnenfasern verstärkt, die sich in spitzem Winkel überkreuzen. Einige besonders derbe Fasern ziehen von einem kleinen, latero-ventralen Fortsatz des Gelenkknorpels zwischen Maxillare und Praemaxillare (Abb. 8: Gkn) zur Vorderkante des Maxillare.

Der Unterkiefer von *Ammodytes tobianus* L. ist relativ groß und ragt weit nach vorn. Bei geschlossenem Maule bildet er die Spitze des pfeilförmig zugespitzten Kopfes. Er besteht aus Dentale, Articulare, Angulare und einem kleinen an der Innenseite gelegenen Sesamarticulare.

Am Dentale (Abb. 5, 13, 14, 18: Dent) reicht der Coronoidfortsatz bei geschlossenem Maule bis an das Palatinum und liegt ihm lateral an. Am Palatinum ist an dieser Stelle ein dünnes Knor-

pelpolster ausgebildet. Die rostrale Spitze des Dentale ist durch Längsleisten verstärkt. Unter der dorsalen Kante bleibt eine längliche Öffnung ausgespart. Die Spitze ist von einem Bindegewebspolster umhüllt (vgl. Abb. 1 und 11).

Das Articulare (Abb. 5, 12, 13, 18: Art), ebenfalls im ventralen Bereich durch Leisten verstärkt, bildet mit dem Quadratum (Qu) ein Sattelgelenk. Der „Reiter" wird vom Quadratum, der „Sattel" vom Articulare gebildet. Lateral und medial wird das Gelenk durch je ein kurzes, kräftiges Band zusammengehalten (Abb. 13: XIII, laterales Band der Articulatio quadrato-mandibularis und Abb. 14: XIV, mediales Band der Articulatio quadrato-mandibularis).

Bei den meisten Teleostiern ist das Absenken des Unterkiefers mit einem Ausschwenken der Suspensorien gekoppelt. Eingehend wurden diese Verhältnisse zuerst von Petersen (1914) für *Gadus morrhua* beschrieben. Sie treffen auch für *Ammodytes tobianus* L. zu; danach besitzt das Unterkiefergelenk 3 Freiheitsgrade:

1. Das Absenken der Mandibel erfolgt um eine Achse, die quer zur Körperlängsachse horizontal liegt.

2. Eine in der Sagittalebene senkrecht stehende Achse ermöglicht eine Vergrößerung und Verkleinerung des Winkels, den die Mandibel mit dem Quadratum in der Horizontalen bildet.

3. Eine Achse verläuft in der Längsrichtung der Mandibel. Die Coronoidfortsätze der Unterkiefer können um diese Achse einander genähert und entfernt werden.

Eine „partielle Zwangsläufigkeit" (Petersen 1914) besteht auch für *Ammodytes tobianus* L. insofern, als die Absenkung des Unterkiefers über geringe Öffnungsweiten des Maules hinaus von der seitwärtigen Ausschwenkung der Suspensorien abhängig ist (vgl. auch Höller 1935, Kirchhoff 1958, Kampf 1961).

Das Angulare (Abb. 14, 18: Ang) ist durch das starke Ligamentum mandibulo-interoperculare (Abb. 5, 11, 12, 13, 14, 18: XII) mit dem Interoperculum (Iop) verbunden.

An der Innenseite des Unterkiefers verläuft der Meckelsche Knorpel als dünner Stab. Sein kaudales Ende wird vom Sesamarticulare bedeckt. Der Knochen, der auch Meckelscher Knochen oder Coronare genannt wird, wurde von Starks (1916) für viele Teleostier beschrieben. An ihm setzt die Hauptsehne des M. adductor mandibulae an.

Rostral sind beide Unterkieferhälften durch eine Symphyse verbunden. Sie funktioniert wie ein Scharniergelenk, dessen Achse schräg von ventrad-kaudad nach dorsad-rostrad geneigt ist. Bei einer Spreizung der Unterkiefer um das Scharnier werden infolgedessen die dorsalen Kanten der Kiefer nach außen gedreht.

Der Unterkiefer ist am Neurocranium durch das Suspensorium aufgehängt. Es bildet funktionell ein Dreieck, dessen Spitze nach unten gerichtet ist. Hier liegt das Quadratomandibular-Gelenk. Die beiden oberen Ecken sind durch je ein Scharniergelenk am Schädel befestigt; kaudal durch das Craniohyomandibulargelenk, rostral durch das Craniopalatinalgelenk.

Das Suspensorium setzt sich aus dem Kieferstiel und der Palatin-Pterygoid-Spange zusammen. Als Kieferstiel werden die Knochen zwischen Craniohyomandibular- und Quadratomandibulargelenk bezeichnet (Günther u. Deckert 1953). Er besteht aus dem Hyomandibulare, das mit zwei getrennten Gelenkköpfen am Neurocranium articuliert (Abb. 5, 13, 14: Hm), dem Symplecticum (Abb. 5, 13, 14: Sy), dem Quadratum (Abb. 5, 13, 14, 18: Qu) und dem diese Knochen spangenartig einfassenden Praeoperculum (Abb. 5, 11, 12, 13, 14, 18: Pop).

Zwischen Hyomandibulare, Symplecticum und Quadratum liegt das Metapterygoid (Abb. 5, 13, 14: Mp). Es ist blattförmig dünn. Auf seiner Außenseite erhebt sich latero-dorsad gerichtet ein Fortsatz, der dem M. levator arcus palatini *(1)* einen lateralen Ansatzpunkt gibt.

Das Entopterygoid ist ebenfalls blattförmig dünn. Sein kaudaler Teil reicht bis an die Medialseite des Metapterygoids. Es setzt hier nur mit einer Kante an. Die Fläche ist mediad-dorsad geneigt und bildet mit der Fläche des Metapterygoids einen spitzen Winkel. Das Entopterygoid bildet einen Teil des Mundhöhlendaches.

Für das Ektopterygoid (Abb. 5, 13, 14, 18: Ecp) halte ich einen kleinen Knochen, der im Winkel zwischen Quadratum, Entopterygoid und Palatinum liegt.

Das Palatinum ist langgestreckt (Abb. 5, 8, 13, 14, 18: Pal) und reicht bis zum Quadratum. Es ist mit ihm ebenso wie mit dem Ektopterygoid und Entopterygoid verwachsen. Rostral ist ein Fortsatz ausgebildet, der sich lateral an den Kopf des Maxillare anlegt. Hofer (1945) nannte ihn den Processus maxillaris palatini. Er

ist am dorsalen Fortsatz des Maxillare (dors Fo) mit einem schon vorher erwähnten kurzen Bande befestigt (Abb. 5, 8, 11, 12: V, Ligamentum palato-maxillare).

Das Gelenk zwischen Palatinum und Cranium ist eine Gleitflächenverbindung. Sie erlaubt nicht nur eine laterale Abschwenkung des Palatinums, sondern auch eine leichte Verschiebung in rostro-kaudaler und dorso-ventraler Richtung. Die Bewegung wird durch die Lage der Achse des Craniohyomandibulargelenkes bedingt, die, wie oben beschrieben wurde, schief zur Sagittal- ebenso wie zur Horizontalebene verläuft. Eine Ausschwenkung der Hyomandibula bewirkt über die Pterygoide und das Quadratum einen Schub auf das Palatinum in Richtung rostrad, dorsad und mediad (P e t e r s e n 1914, G ü n t h e r und D e c k e r t 1953). Rostrad und dorsad folgt das Palatinum dem Schub und gleitet am Ethmoidalknorpel und Vomer entlang. Der mediad gerichtete Schub wird vom Ethmoidalknorpel und Vomer abgefangen und durch die Elastizität des Suspensoriums ausgeglichen.

Eine doppelte Gelenkung des Palatinums mit der Ethmoidalregion, wie sie von H o f e r (1945, p. 346—347) für Teleostier beschrieben wurde, findet sich abgewandelt auch bei *Ammodytes tobianus* L. Das vordere Gelenk (Articulatio rostro-palatina) besteht aus je einer Gleitfläche an der Innenseite des Palatinums und an der Außenfläche des Vomer und Ethmoidalknorpels. Ein festes Band (Abb. 5, 14: XI) hält beide Teile zusammen. Dem hinteren Gelenk (Articulatio ethmopalatina) entspricht bei *Ammodytes* eine sehnige Verbindung zwischen dem Palatinum und dem Lateralethmoid ventromedial von dessen Gelenkkopf für das Lacrymale. Gelenkflächen sind nicht ausgebildet.

Die Opercularia von *Ammodytes tobianus* L. sind alle flächig entwickelt. Das Operculum (Abb. 5, 11, 12, 14: Op) articuliert mit einer Gelenkgrube an seiner Medialseite mit dem Gelenkkopf des Processus opercularis des Hyomandibulare. Das Gelenk ist ein Ellipsengelenk.

An seiner kaudalen und ventralen Seite wird das Operculum vom Subopercul um umfaßt (Abb. 5, 11, 12, 14: Sop). Es ist mit ihm verwachsen. Der Rand des Subopercul ums ist, ähnlich wie der des Praeopercul ums, in dünne Lamellen und Spitzen aufgelöst, die in der sie begrenzenden Haut eingebettet liegen.

Rostral schließt sich das Interoperculum an (Abb. 5, 11, 12, 13, 14, 18: Iop), das über das Ligamentum mandibulo-interoperculare (XII) mit dem Angulare des Unterkiefers verbunden ist. Das Interoperculum ist außerdem mit festem Bindegewebe am Epihyale befestigt.

Operculum, Suboperculum und Interoperculum bilden gemeinsam den funktionellen Kiemendeckel. Er kann um das Hyomandibular-opercular-Gelenk herum, das ein Ellipsen-Gelenk bildet, sowohl seitlich aus- und eingeschwenkt als auch in der Sagittalebene etwas bewegt werden. Die Bewegungen sind bei der Atmung und bei der Absenkung des Unterkiefers von Bedeutung.

c) Die Hyalelemente (2. Kieferbogen) und das Zungenbein

Die Hyalelemente setzen an der Innenseite des Suspensoriums mit dem kleinen, hantelförmigen Stylhyale (Abb. 14: Sth) am craniodistalen Ende des Hyomandibulare in einem Kugelgelenk an. Das craniodistale Ende des Stylhyale gelenkt mit einem ebenfalls kugeligen Gelenkkopf am Epihyale (Abb. 10, 14, 16: Eph), das hier mit kurzem Bindegewebe beweglich am Interoperculum angebändert ist.

Epihyale, Ceratohyale (Abb. 5, 10, 14, 16: Ch) und die zwei am Ceratohyale unbeweglichen Hypohyalia (Abb. 5, 10, 13, 14, 16: Hh_{1-2}) bilden die Hyalspange.

Die dorsalen Hypohyalia beider Seiten sind miteinander und mit der Copula communis durch kurze Sehnenfasern beweglich verbunden. Die ventralen Hypohyalia beider Seiten stoßen unterhalb der Copula communis zusammen und stützen sich gegeneinander ab.

An ihrer ventralen Fläche setzt auf jeder Seite das kurze, kräftige Band an, das sie mit der rostralen Spitze des Urohyale verbindet (Abb. 10, 14, 16: XXVIII; Abb. 5, 13, 17: Uh).

7 Branchiostegalstrahlen (Abb. 5, 13, 14: Rbr) setzen an der lateralen Seite der Hyalspange bindegewebig an. Von craniodistal nach cranioproximal nehmen sie an Länge und Breite zu. Der längste Strahl erreicht fast das kaudale Ende des Suboperculums (Abb. 14). Sie bilden die Wandung der branchiostegalen Atmungskammer.

Festes Bindegewebe verbindet den untersten Branchiostegalstrahl der einen Körperseite über die Körpermitte hinweg mit dem entsprechenden Strahl der anderen Körperseite. Das Bindegewebe umgreift weiter rostral die ventralen Enden der beiderseitigen Hypohyalia von ventral und gibt ihnen ein Widerlager. Rostral setzt es an der ventralen Kante des Glossohyale (Gh) an (Abb. 13: XIX).

Als Zungenbein (copula communis) wird die Folge der hintereinander gereihten Copulae mit dem Glossohyale (Abb. 5, 10, 16, 17: Gh) bezeichnet (Günther und Deckert 1953). Die langgestreckten Copulae 1—3 sind gegeneinander in der Verticalen leicht beweglich; Copula 4 ist knorpelig und winzig (Abb. 10, 17: Cop 1—4).

d) Die Kiemenbögen

Die Kiemenbögen von *Ammodytes tobianus* L. bilden bei gegeöffnetem Maule einen Reusenkorb, der die in die Mundhöhle eingesaugten Nahrungsteile auffängt. Am Grunde dieses Reusenkorbes, dicht vor der Schlundöffnung, liegen dorsal die bezahnten Pharyngobranchialia und ventral die bezahnten 5. Ceratobranchialia in der Wandung. Diese zahntragenden Platten, die gleichsam als 2. Kieferpaar gegeneinander fungieren, halten die Beute fest und befördern sie in den Schlund. Bei geschlossenem Maule liegen die Kiemenbögen dicht zusammengefaltet nebeneinander.

Wie in der Regel bei Teleostiern, bestehen die ersten drei Bögen je aus Pharyngo-, Epi-, Cerato- und Hypobranchiale. Dem 4. Bogen fehlt das Hypobranchiale, und der 5. Bogen besteht nur aus dem Ceratobranchiale.

Die Hypobranchialia (Abb. 10, 16, 17: Hb_{1-3}) sind mit der Copula communis fest verwachsen. Sie bilden mit ihr ein einheitliches Funktionselement und sind nicht durch Gelenke mit ihr verbunden. Die Hyprobranchialia der 2. Bögen zeigen an der Ventralseite je einen kurzen Fortsatz, an dem Muskulatur ansetzt.

Bei den Hypobranchialia der 3. Bögen sind die ventralen Fortsätze ebenfalls entwickelt. Sie sind hier bedeutend größer und treffen sich, von jeder Seite kommend, ventral in der Medianlinie. Auf diese Weise entsteht eine Röhre, in die der ventral von der Copula communis nach vorn verlaufende Truncus arteriosus eintritt.

Untereinander und mit der Copula communis sind die Hypobranchialia durch festes Bindegewebe verbunden. Rostral vom Hypobranchiale 1 verdichtet sich dies Gewebe zu einem Bande und setzt an der kaudalen Kante des dorsalen Hypohyale an.

Die Ceratobranchialia 1—3 articulieren an ihren Hypobranchialia mit Ellipsengelenken. Die längere Achse der Gelenke liegt quer zur Längsrichtung der Knochenelemente in einer Horizontalebene. Um sie können sich die Ceratobranchialia dorso-ventrad be-

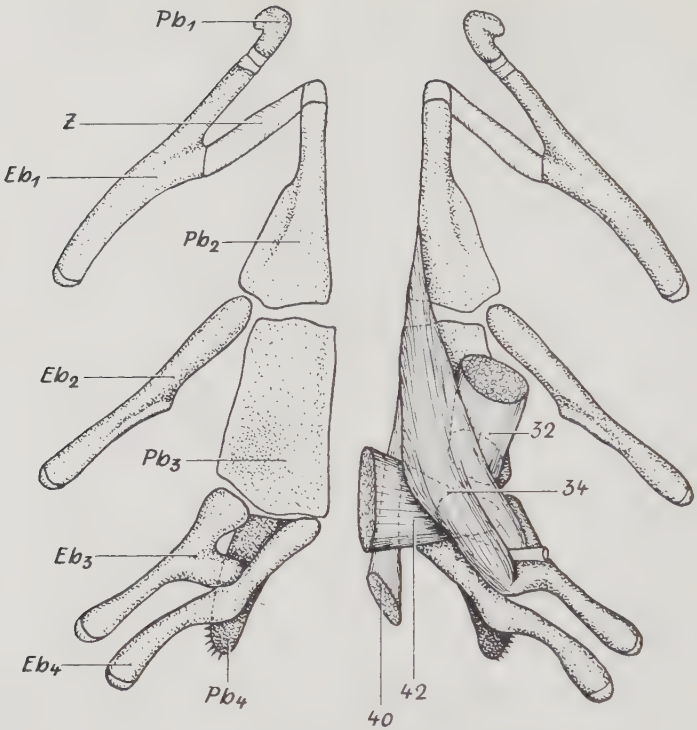

Abb. 9. *Ammodytes tobianus* L.: Dorsalansicht des Kiemenkorbes. Die Muskulatur der rechten Seite zum Teil eingetragen.

wegen. Die kürzere Achse steht auf der ersteren senkrecht und ermöglicht eine leichte Lateral- und Medialbewegung der Kiemenbögen. Ceratobranchiale 4 und 5 sind ohne deutliches Gelenk an der Copula 4 angebändert (Abb. 10, 16, 17: Cb_{1-5}).

Die Verbindungen zwischen den Ceratobranchialia und den Epibranchialia sind Syndesmosen. Von den 4 stabförmigen Epibranchialia (Abb. 9. 15, 17: Eb_{1-4}) gewinnt das des ersten Bogens über das kleine Pharyngobranchiale 1 (Abb. 9. 15, 17: Pb_1) eine direkte Verbindung zum Schädel. Das Pharyngobranchiale 1 ist mit kurzem Bindegewebe am Prooticum befestigt (Abb. 17). Das Epibranchiale 1 steht außerdem auch mit dem Pharyngobranchiale 2 in Verbindung (Abb. 9, 15, 17: Pb_2). Es hat in seiner Mitte an der Dorsalseite einen kurzen Fortsatz. An diesem setzt ein Knorpelstab an (Abb. 9, 15 17: Z), der es mit der rostralen Spitze des Pharyngobranchiale 2 verbindet. Das Pharyngobranchiale 2 besitzt ebenso

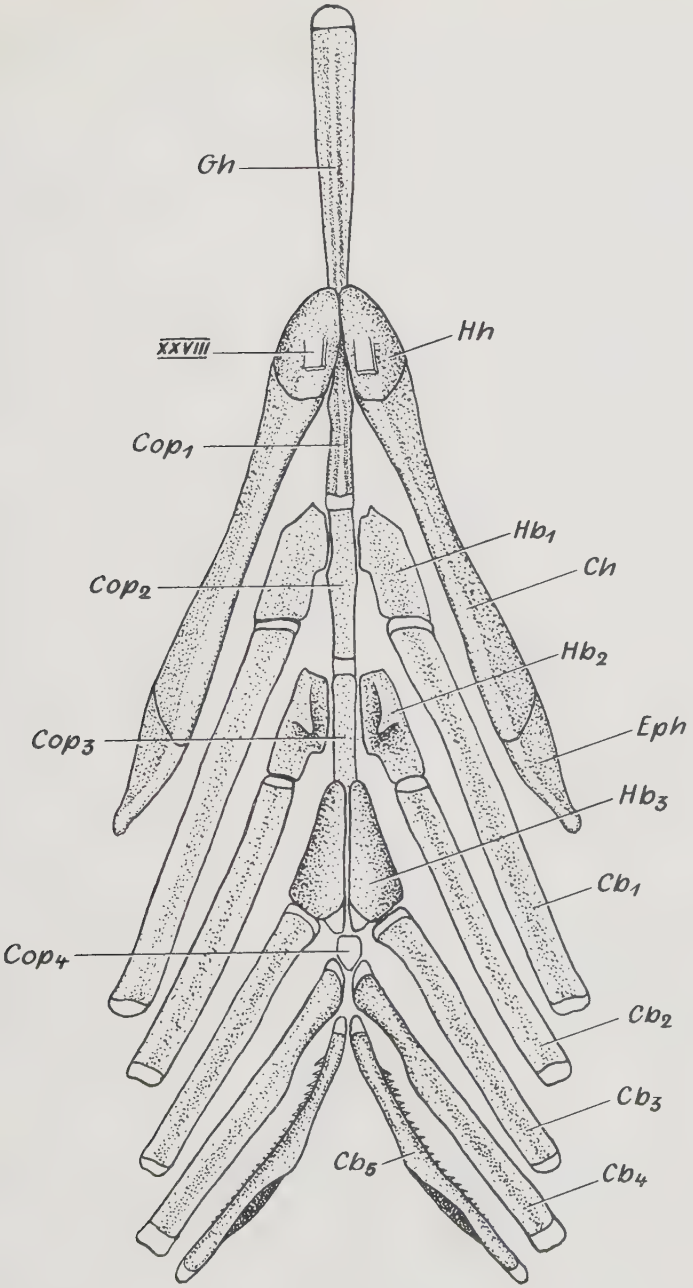

Abb. 10. *Ammodytes tobianus* L.: Ventralansicht des Kiemenkorbes und der Hyalbögen.

wie die Pharyngobranchialia 3 und 4 keine direkte Verbindung mehr zum Schädel. Sie sind durch Muskeln an ihm aufgehängt. Das Epibranchiale des 2. Bogens hat wie das des 1. Bogens auf seiner Mitte eine dorsale Leiste zum Ansatz von Muskulatur. Es setzt mit einem Gelenkkopf an die laterokaudale Ecke des Pharyngobranchiale 2 an. Die Epibranchialia 3 und 4 stehen in engem Kontakt miteinander. Der kräftig entwickelte dorsale Fortsatz des 3. Epibranchiale legt sich dem des 4. rostral auf und ist mit ihm bindegewebig verwachsen. Auch hier setzen eine Anzahl Muskeln an. Epibranchiale 3 articuliert an der Latero-kaudal-Kante von Pharyngobranchiale 3; Epibranchiale 4 an der Naht zwischen Pharyngobranchiale 3 und der medialen Ecke des Pharyngobranchiale 4.

Die Pharyngobranchialia 2, 3 und 4 (Abb. 9, 15, 17: Pb_{2-4}) sind flächig ausgebildet und miteinander durch Bindegewebe fest verwachsen. An der Ventralseite tragen sie kleine Zähne. Diese Zahnpolster bilden zusammen ein einheitliches Funktionselement und stehen den Zähnen auf den 5. Ceratobranchialia gegenüber.

Die ersten 4 Kiemenbögen tragen an ihrer Vorderkante dicht nebeneinander stehende lange Branchiospinen (Abb. 17: Bs). Sie sind nach vorn gerichtet und schließen die Kiemenspalten reusenartig ab. Sie sitzen mit gegabelter Basis der konvexen Seite der Epi-, Cerato- und Hypobranchialia beweglich auf. Die einzelnen Branchiospinae eines Bogens sind untereinander durch ein Band verbunden, das dicht über ihrer gegabelten Basis ansetzt. Das Band geht dorsal und ventral an die Basis des nächst vorderen Kiemenbogens und verläuft hier im Bindegewebe. Wird das Maul geöffnet und der Winkel zwischen Epi- und Ceratobranchialia erweitert, dann wird das beschriebene Band gespannt und richtet seinerseits die einzelnen Branchiospinae gleichmäßig auf: diesen einfachen Apparat haben für Isospondylen bereits Günther u. Deckert (1953) und Kirchhoff (1958) beschrieben.

e) Der Schultergürtel

Der Schultergürtel von *Ammodytes tobianus* L. ist im Vergleich zu dem anderer Knochenfische sehr groß und flächig entwickelt und in rostro-kaudaler Richtung gestreckt (Abb. 5, 17).

Das gegabelte Posttemporale (Abb. 5, 17: Ptp) ist rostral am Schädel, kaudal aber am Supra cleithrum (Abb. 5, 17 Scl) durch Bindegewebe so locker befestigt, daß beide Knochen eine leichte

Drehung in der Vertikalen gegeneinander ausführen können. Das Supracleithrum ist mit seinem kaudad und ventrad gerichteten Ende fest mit dem großen Cleithrum verwachsen (Abb. 5, 17: Cl).

2. Die Muskulatur

Über die Muskulatur von *Ammodytes tobianus* L. gibt es nur ganz vereinzelte Angaben in der Literatur. Bei Jourdain (1878) findet sich ein Hinweis. Souché (1932) beschreibt den M. adductor mandibulae und den M. levator arcus palatini und van Dobben (1937) ebenfalls einen Teil des M. adductor mandibulae. Auf Einzelheiten soll im Text näher eingegangen werden.

Bei der Beschreibung der Muskulatur richte ich mich nach der Nomenklatur und Reihenfolge der vergleichenden Arbeit über die viscerale Muskulatur der Teleostier von Lubosch (1929, 1938).

a) Die Muskulatur des 1. Kieferbogens

Von der dorso-ventralen Constriktormuskulatur soll zuerst der dorsale Teil betrachtet werden (C_1d).

Der Musculus levator arcus palatini (Abb. 11, 12: *l*) ist kräftig entwickelt und hat seinen Ursprung am Neurocranium. Von außen betrachtet erscheinen zwei Portionen, die sich durch die Faserrichtung unterscheiden. Die Fasern des vorderen Teiles ziehen schräg nach vorn abwärts, die der hinteren Portion schräg nach hinten abwärts gerichtet. Ihren Ursprung nehmen sie von einem lateral bis dicht unter die Oberfläche des Muskels vorspringenden Fortsatz des Sphenoticums. Ein zweiter Fortsatz dieses Knochens befindet sich etwas weiter rostral. Er liegt ebenfalls mitten im M. levator arcus palatini und erweitert seine Ansatzfläche. Das Sphenoticum ist daher das Hauptursprungsgebiet des Muskels. Weiter kaudal entspringt er vom rostralen Teil des Pteroticums; rostral reicht sein Ursprung von der kaudo-lateralen Ecke des Alisphenoides weit über das Auge nach vorn an der Unterseite des Frontale entlang bis zur kaudalen Kante des Ethmoidale laterale. Der Muskel inseriert am Hyomandibulare auf der lateralen Fläche und umfaßt dabei dessen lateralen Fortsatz (Abb. 12 lat Fo) von mediad-ventrad. Außerdem setzt er am Metapterygoid an. Besonders am lateralen Fortsatz des Metapterygoids inseriert er mit kräftiger Sehne, die von hier nach vorn über das Auge zieht.

Die lateralen Fortsätze am Sphenoticum als Ursprung und am Hyomandibulare und Metapterygoid als Insertionsflächen verschaffen dem Muskel einen günstigen Wirkungswinkel. Er schwenkt das Suspensorium nach außen und erweitert dadurch die Mundhöhle.

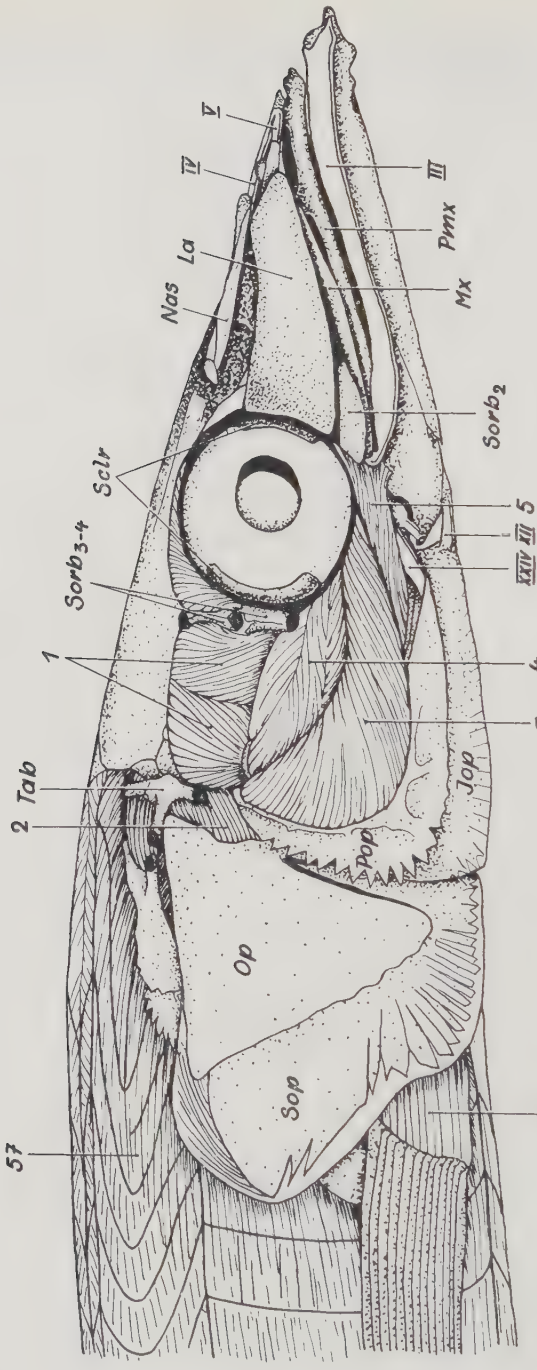

Abb. 11. *Ammodytes tobianus* L.: Kopf- und vorderer Rumpfabschnitt von der rechten Seite. Körperdecke entfernt. Maul geschlossen.

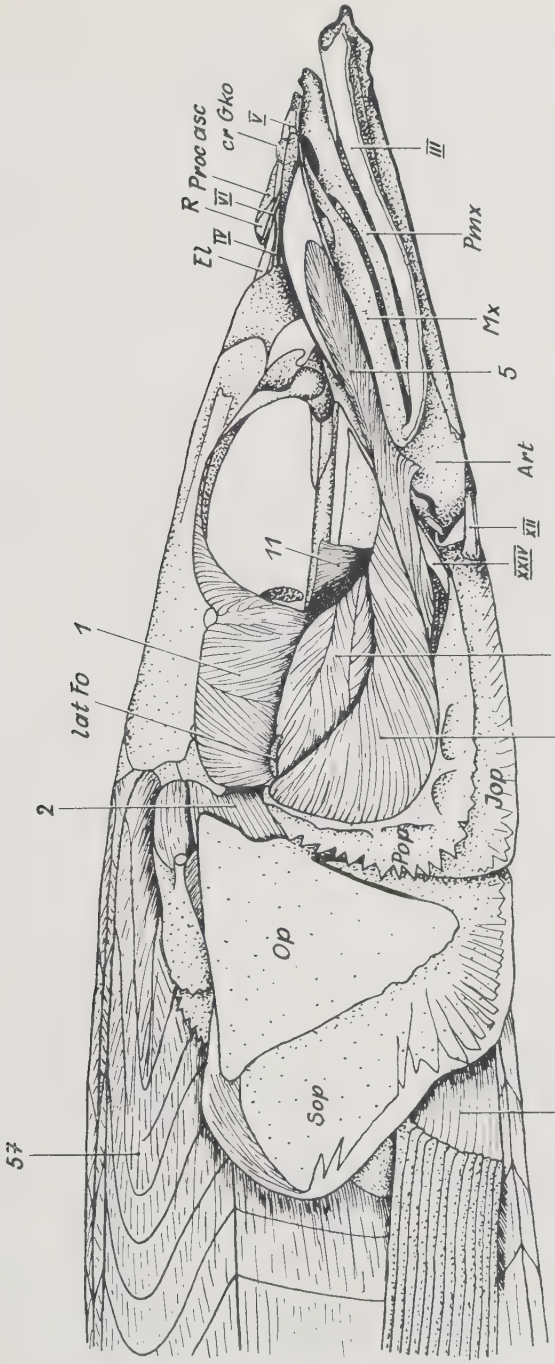

Abb. 12. *Ammodytes tobianus* L.: Kopf- und vorderer Rumpfabschnitt von der rechten Seite. Körperdecke, Auge und die oberflächlichen Deckknochen (Nasale, Lacrymale, Suborbitalia, Tabulare) entfernt (vgl. Abb. 11).

Kaudal schließt sich der Muskulus dilatator operculi an (Abb. 11, 12: 2). Er entspringt vom Pteroticum. Sein Ursprung greift aber über das Craniohyomandibulargelenk hinweg auch auf die laterale Fläche des kaudalen Gelenkkopfes des Hyomandibulare über. Der Muskel verläuft kaudad-ventrad gerichtet und zieht mit seinem ventralen Teil unter der dorsalen Ecke des Praeoperculums hindurch. Er inseriert an der rostro-dorsalen Ecke des Operculums. Die Ecke befindet sich dorsal, rostral und etwas lateral vom Operculo-Hyomandibulargelenk. Der Muskel inseriert an ihrer Rostralkante. Seine Kontraktion öffnet den Kiemendeckel um das Operculo-Hyomandibulargelenk.

Der M. adductor mandibulae besteht aus mehreren Teilen.

An der Außenfläche des Suspensoriums lassen sich eine äußere Portion, eine mediale Portion und eine rostrale, zum Maxillare ziehende Portion unterscheiden. Außerdem ist eine intramandibuläre Portion entwickelt.

Die Hauptmasse des M. adductor mandibulae wird von seiner äußeren Portion gebildet (Abb. 11, 12: 3). Sie nimmt ihren Ursprung von einer auf dem Praeoperculum bogenförmig längsverlaufenden Leiste und von der vor dieser Leiste gelegenen Fläche dieses Knochens. Weiter entspringt sie von der Fläche des ventralen Teils des Hyomandibulare, so weit sie nicht vom M. levator arcus palatini bedeckt ist, vom ventralen Teil des Metapterygoides und vom Symplecticum. Ebenso setzt sie am kaudalen Fortsatz des Quadratums an und reicht bis zu dem Punkte vor, an dem sie durch eine Sehne vom rostralen Teil des Adductors getrennt ist. Die dorsale Kante der äußeren Portion des M. adductor mandibulae bedeckt gerade den ventralen Rand des M. levator arcus palatini.

Die Muskelfasern inserieren an einer starken Sehne, die an der Dorsalseite der Portion verläuft und an der Medialseite des Unterkiefers am Sesamarticulare ansetzt. Außerdem sind sie auch fest mit der Sehne verbunden, die die Begrenzung zum rostralen Teil des Adductors bildet.

Die mediale Portion des M. adductor mandibulae (Abb. 11, 12: 4) liegt dorsal und z. T. medial von der äußeren Portion. Der Muskel entspringt an der Außenfläche des lateralen Fortsatzes des Hyomandibulare (lat Fo) und von der ventrad von diesem am Hyomandibulare herablaufenden Kante. Er liegt dem M. levator arcus palatini lateral auf. Sein ventraler Teil wird von der äußeren

Portion des M. adductor mandibulae bedeckt. In sich zeigt dieser Muskelteil eine fiederförmige Struktur. Es lassen sich 3 Faserrichtungen unterscheiden, die jedoch alle miteinander fest verwachsen sind. Dorsal verlaufen die Fasern schräg nach vorn abwärts; weiter ventral ziehen sie im spitzen Winkel zu den vorigen schräg nach vorn aufwärts und die Fasern des dritten Teiles, ventral von den beiden vorherigen gelegen, ziehen wiederum schräg nach vorn abwärts gerichtet. Ein kleiner Teil der Muskelportion, der am weitesten medial gelegen ist, entspringt vom Metapterygoid, rostral von dessen lateralem Fortsatz. Die Insertion der medialen Portion des M. adductor mandibulae erfolgt durch Sehnen, die sich mit der Hauptsehne der äußeren Portion vereinigen und am Sesamarticulare ansetzen.

Die rostrale, zum Maxillare ziehende Portion des M. adductor mandibulae (Abb. 11, 12: 5) ist langgestreckt und zieht unterhalb des Auges vorbei an der Medialseite des Suborbitale 2 und des Lacrymale entlang nach vorn.

Die Fasern dieses Muskelteiles nehmen ihren Ursprung hauptsächlich von einer Sehne, die an seiner dorsalen Seite verläuft. Die Sehne ist am ventralen Rand des Quadratums befestigt und bildet zugleich die vordere, ventrale Begrenzung der äußeren Portion des M. adductor mandibulae. Sie zieht lateral an der Hauptsehne des M. adductor mandibulae vorbei, ohne sie zu berühren. Von dieser Sehne, zum Teil aber auch vom Quadratum selbst, verlaufen die Muskelfasern in rostraler Richtung.

Die Insertion des Muskels ist eigenartig. Die am weitesten ventral gelegenen Fasern gewinnen nämlich eine Verbindung zur Außenseite des Unterkiefers. Sie setzen hier sehnig an der lateralen Fläche des Articulare an (Abb. 11, 12). Der Hauptteil des Muskels zieht aber weiter nach vorn, rostrad und leicht dorsad gerichtet, und läuft in eine flache, vertikal stehende Zunge aus. Sie liegt einer flachen Sehne auf, die sich rostral mit dem Ligamentum primordiale vereinigt. Die Sehne zieht an der rostralen Spitze des Palatinums entlang, geht lateral am cranialen Gelenkkopf des Maxillare vorbei und befestigt sich an der lateralen Seite des dorsalen Fortsatzes des Maxillare.

Van Dobben (1937) nennt diese Portion des Muskels Musculus maxillomandibularis. Nach seiner Beschreibung verläuft er nur vom Maxillare zum Unterkiefer. Nach meiner Beobachtung steht er aber mit den übrigen Portionen des M. adductor mandibulae und mit dem Quadratum in engem Kontakt. Er

stellt nur einen rostralen Teil der äußeren Portion dar. (Eine Insertion eines M. adductor mandibulae an der lateralen Seite des Unterkiefers wurde auch von Vetter 1878 für *Cyprinus* beschrieben.)

Nach der Definition von Vetter (1878) und Lubosch (1938) wird die zum Maxillare ziehende Portion des M. adductor mandibulae mit A_1 bezeichnet. Die äußere Portion entspricht dann A_2, die mediale Portion A_3.

Die intramandibuläre Portion des M. adductor mandibulae (Abb. 14: *9*), $A\omega$ nach Vetter, setzt an der Medialfläche des Dentale und des Articulare und am Meckelschen Knorpel an.

Eine oberflächliche Sehnenschicht inseriert mit einem Bande (Abb. 14: XXV) an der medialen Fläche des Quadratums. Die Hauptsehne dieser Portion (Abb. 14: XXIII) vereinigt sich jedoch mit der großen Sehne, die von der äußeren und medialen Portion des Muskels herkommt und am Sesamarticulare ansetzt.

Etwas rostral von der Vereinigungsstelle zweigt von der Sehne der intramandibulären Portion (XXIII) eine kaudad gerichtete Sehne ab (Abb. 11, 12: XXIV). Sie zieht ventral unter der zum Maxillare führenden Portion des Adductors hindurch und setzt an der rostralen Spitze des Praeoperculums und am lateralen Rand des Quadratums an.

Der M. adductor mandibulae hebt bei seiner Kontraktion den Unterkiefer. Er schließt das Maul. Durch die Wirkung verschiedener Bänder wird dabei der Maxillarapparat zusammengefaltet. Außerdem ist er über das Ligamentum mandibulo-interoperculare und das Interoperculum an der Rückführung des Kiemendeckels und des Hyalbogens beteiligt.

Der ventrale Teil des M. constrictor des 1. Bogens (C_1v) ist der M. intermandibularis (Abb. 13: *10*). Er liegt in der Spitze des Unterkiefers, dicht hinter der Symphyse, und verbindet beide Kiefer im rostralen Viertel ihrer Länge. Seine Kontraktion nähert die Unterkieferäste einander an.

b) Die Muskulatur des 2. Kieferbogens

Im dorsalen Bereich des M. constrictor des 2. Kieferbogens (C_2d) fällt der kräftig entwickelte Musculus adductor arcus palatini auf (Abb. 12, 14: *11*). Er setzt sich kaudal ohne Trennung in den M. adductor hyomandibularis fort (Abb. 14: *11* + *12*). Beide Muskeln bilden das Dach der Mundhöhle in ihrem kaudalen Teil.

Der Ursprung der Muskeln am Schädel erstreckt sich kaudal vom Opisthoticum über das Prooticum rostral bis vor zum Parasphe-

noid. Die Insertion liegt zum größten Teil an der Innenfläche des Suspensoriums. Die am weitesten rostral gelegenen Teile des Muskels treten in den spitzen Winkel zwischen Metapterygoid und Entopterygoid ein und inserieren auf der latero-dorsalen Seite des Entopterygoides. Sie befestigen sich also auf der Außenfläche dieses Knochens. Dieser sehr abgeleitete Zustand deutet auf die phylogenetisch junge Rostraderweiterung des M. adductor arcus palatini hin.

Die Kontraktion des M. adductor arcus palatini + hyomandibularis adduziert die Suspensorien.

An die Adductoren des Suspensoriums schließt sich kaudal der M. adductor operculi an (Abb. 14: *13*). Er entspringt vom kaudalen Teil des Opisthoticums und vom Exoccipitale und inseriert an der medialen, horizontal verlaufenden Opercularleiste. Er arbeitet als Antagonist zum M. dilatator operculi und adduziert den Kiemendeckel.

Der Ursprung des M. levator operculi (Abb. 14: *14*) ist vom Neurocranium auf den Schultergürtel verlagert: Er entspringt am kaudalen Drittel des Posttemporale auf dessen Lateralfläche. Von hier zieht er, sich fächerförmig verbreiternd, in ventraler Richtung und setzt am dorsalen Teil des Operculare an der medialen Fläche an. Die Insertionsfläche reicht ventral bis zu der horizontal verlaufenden, medialen Opercularleiste. Die Wirkung des Muskels besteht darin, daß er den Kiemendeckel dorsad und mediad zieht. Über das Suboperculum, das Interoperculum und das Ligamentum mandibulo-interoperculare (XII) leitet er die Absenkung des Unterkiefers ein.

Der ventrale Teil des M. constrictor des 2. Kieferbogens (C_2v) wird vom M. protractor hyoidei und von mehreren Portionen des M. hyohyoideus gebildet.

Der Musculus protractor hyoidei (Abb. 13: *15*) verbindet die Hyalia mit der Spitze des Unterkiefers. Seine beiderseitigen Portionen vereinigen sich median, bevor sie die Unterkieferspitze erreichen; an ihr setzen sie mit je einer gegabelten Sehne an, die dorsal und ventral vom M. intermandibularis ziehen. Der M. protractor hyoidei ist, wie gewöhnlich, durch zwei Zwischensehnen unterteilt.

Die Funktion des Muskels besteht in einer Protraktion der Hyalia. In der Exspirationsphase führt er die Hyalia rostrad-dorsad

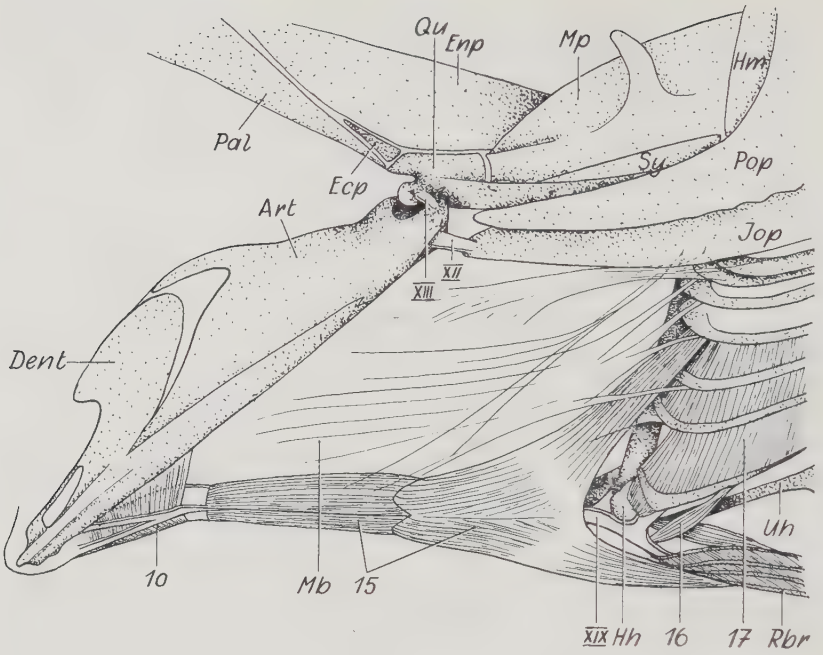

Abb. 13. *Ammodytes tobianus* L.: Linksseitiger Unterkiefer und Hyoidbogen mit einem Teil des Suspensoriums. Muskulatur teilweise entfernt. Unterkiefer und Hyoidbogen sind abgesenkt und die Mundbodenhaut ist ausgespannt. Ansicht schräg von links unten.

und arbeitet als Antagonist des M. sternohyoideus (H o l m q u i s t 1910).

Die Mundbodenhaut (Abb. 13: Mb), in die der M. protractor hyoidei eingebettet liegt, ist durch Sehnenfasern verstärkt. Sie sind an der Vorderkante der Radii branchiostegi befestigt und strahlen nach vorn in die Mundbodenhaut aus.

Die Muskulatur der Branchiostegalstrahlen ist kräftig entwickelt.

Der Musculus hyohyoideus dorsalis (Abb. 13. 14: *17*) verbindet die einzelnen Branchiostegalstrahlen ihrer ganzen Länge nach miteinander. Eine breite, bandförmige Portion zieht von dem am weitesten dorsal gelegenen Strahl an der Innenseite des Suboperculums und Operculums entlang dorsad und befestigt sich an der medialen Opercularleiste. Außerdem sind die distalen Spitzen der Strahlen durch einen Muskelzug verbunden, der sich an der kaudalen Ecke des Suboperculums mit einer Zwischensehne befestigt. Von hier

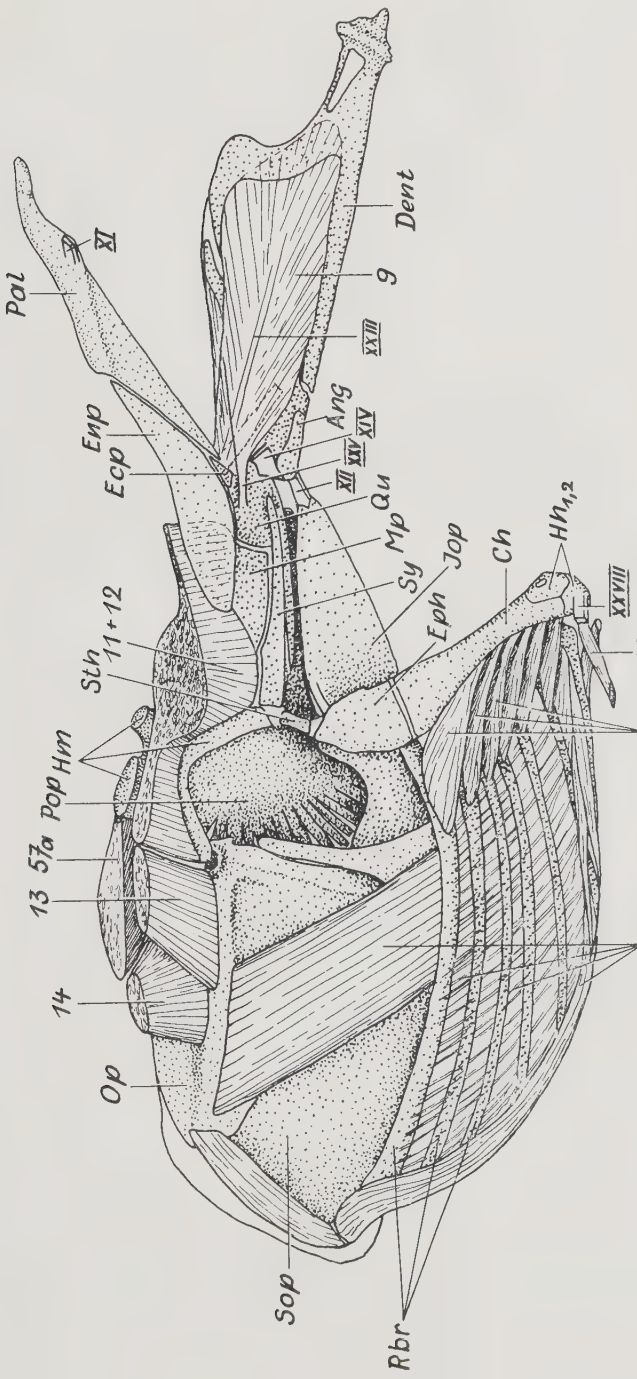

Abb. 14. *Ammodytes tobianus* L.: Linksseitiges Suspensorium mit dem Unterkiefer, den Hyalia, den Radii branchiostegi und den Opercularia, samt der zugehörigen Muskulatur. Der M. intermandibularis und der M. protractor hyoidei sind entfernt. Ansicht von innen. Muskelpräparat.

verläuft er in dem Hautsaum, der den Kiemendeckel kaudal begrenzt und befestigt sich an der kaudalen Ecke des Operculums.

Ventral setzt sich der M. hyohyoideus dorsalis in den kleinen Musculus hyohyoideus ventralis fort (Abb. 13, 14: *16*). Er verbindet den am weitesten ventral gelegenen Branchiostegalstrahl mit dem Hypohyale der anderen Körperseite. Die Muskeln beider Seiten überkreuzen sich in der Medianen. Hierbei liegt der der linken Seite ventral von dem der rechten Seite.

Die Wirkung der beiden zuletzt besprochenen Muskeln besteht in einer Verengerung der branchiostegalen und opercularen Atmungskammer. Sie funktionieren als Exspirationsmuskeln.

Als Inspirationsmuskeln arbeiten eine Reihe kleiner Muskeln, die an der rostralen Hälfte der Branchiostegalstrahlen medial ansetzen und zum Ceratohyale vorziehen. Sie befestigen sich hier an der Kaudalkante. Sie sollen Musculi tensores der Radii branchiostegi genannt werden (Abb. 14: *18*). Sie spreizen die Strahlen voneinander ab und erweitern die branchiostegale Atmungskammer.

c) Die Muskulatur der Kiemenbögen

Die Muskulatur der Kiemenbögen (C_{3-7}) entspricht etwa dem von D i e t z (1914/21) beschriebenen acanthopterygoiden Typus.

Von den dorso-ventralen Constrictoren (C_{3-7} dv) sind die Musculi interbranchiales an den ersten 4 Bögen schwach entwickelt (Abb. 15, 16, 17: *19*, *20*, *21*, *22*). Sie verlaufen an den lateralen Kanten der Cerato-epibranchialgelenke in der Haut. Dorsal sind sie am Epibranchiale, ventral am Ceratobranchiale befestigt.

Ein kräftiger Musculus interbranchialis medialis 4 (M. adductor arcuum) liegt in dem Winkel zwischen Epibranchiale 4 und Ceratobranchiale 4 (Abb. 15, 17: *23*). Er entspringt an der Medialseite beider Knochen und verbindet sie kurz vor ihrem Gelenk.

Die Mm. interbranchiales winkeln die Epi- und Ceratobranchialia gegeneinander an.

Vom System der Mm. interarcuales dorsales (C_{3-7}d) soll zunächst die Gruppe der Mm. levatores arcuum branchialium betrachtet werden. Sie verbinden den Schädel mit dem Kiemenbogenskelett und entspringen alle dicht nebeneinander ventral und ventrokaudal vom kaudalen Craniohyomandibulargelenk am Pro- und Opisthoticum. Ihre Gestalt ist bandförmig flach. Es sind 4 Mm.

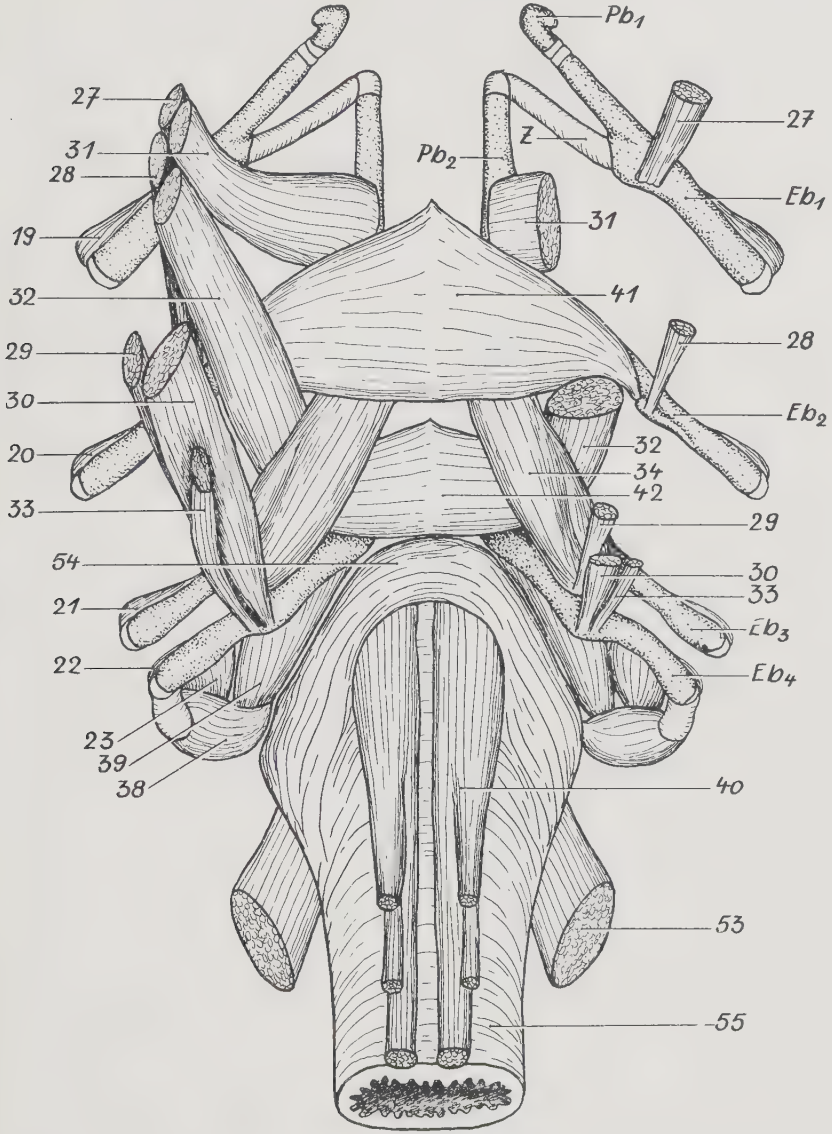

Abb. 15. *Ammodytes tobianus* L.: Dorsale Kiemenbogenmuskulatur und Kiemenbögen. Dorsalansicht. Die Mm. levatores arcuum branchialium der rechten Seite kurz vor ihrer Insertion abgeschnitten.

levatores arcuum branchialium externi entwickelt (Abb. 15, 17: *27*, *28*, *29*, *30*).

An diese Muskeln schließt sich kaudal ein kleiner Musculus levator arcus branchialis posterior an (Abb. 15, 17: *33*). Er entspringt vom Exoccipitale, dicht kaudal von der ventro-kaudalen Ecke des Opisthoticums. Er umgreift den M. levator externus 4 dorsal und lateral und inseriert lateral dicht neben ihm am dorsalen Fortsatz des Epibranchiale 4.

Die zwei Mm. levatores arcuum branchialium interni (Abb. 15, 17: *31*, *32*) sind kräftiger entwickelt, als die levatores externi.

Der vordere von beiden, der M. levator arcus branchialis internus 2 (*31*), entspringt vom rostralen Teil des Opisthoticums, etwas auf das Prooticum übergreifend. Er zieht unter dem Schädel mediad-kaudad und inseriert auf der Dorsalseite des Pharyngobranchiale 2.

Der hintere, der M. levator arcus branchialis internus 3 (*32*), entspringt lateral vom ersteren ebenfalls vom Opisthoticum und Prooticum und inseriert auf der Dorsalseite des Pharyngobranchiale 3 (siehe auch Abb. 9).

Die Funktion der Mm. levatores arcuum branchialium besteht in einer Rostradführung der dorsalen Kiemenbogenschenkel. Die Levatores externi spreizen dabei die einzelnen Kiemenbögen auch seitlich ab. Die Pharyngobranchialia 2, 3 und 4, die ein einheitliches, bezahntes Funktionselement bilden, gleiten unter dem Zug der Levatores interni an der Unterseite des Schädels nach vorn. Sie sind nicht direkt am Schädel befestigt, sondern stehen rostral über das knorpelige Zwischenstück Z mit dem Epibranchiale 1 elastisch in Verbindung. Das Epibranchiale 1 ist seinerseits durch das Pharyngobranchiale 1 am Schädel aufgehängt.

Der Antagonist der soeben beschriebenen Muskeln ist der Musculus retractor ossium pharyngealium (Abb. 9, 15: *40*). Er entspringt am 3. Pharyngobranchiale an der medialen Kante, verläuft kaudad und inseriert mit einzelnen Portionen an der latero-kaudalen Ecke des 3., 4., 5. und 6. Wirbels.

Er zieht die Pharyngealstücke kaudad, mediad und dorsad. Die Rostro-kaudad-Bewegung der Pharyngealia 2, 3 und 4 befördert die Nahrung in den Schlund hinein.

Ein kräftiger Musculus obliquus dorsalis (Abb. 9, 15, 17: *34*) liegt den Pharyngealknochen dorsal auf. Er entspringt auf der dorsalen Fläche des Pharyngobranchiale 3, nahe am medialen Rande.

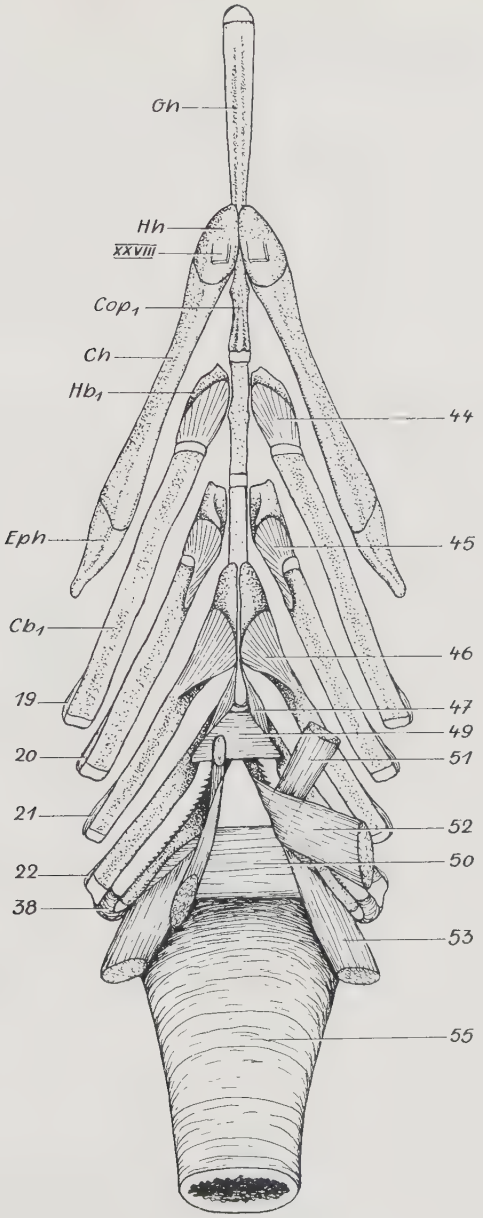

Abb. 16. *Ammodytes tobianus* L.: Ventrale Kiemenbogenmuskulatur mit den Kiemenbögen, den Hyalbögen und der Copula communis. Ventralansicht. Der linksseitige M. subarcualis rectus (51) und M. pharyngo-clavicularis externus (52) sind nach außen umgeschlagen, um ihre Ansatzstellen darzustellen.

Bei einzelnen Exemplaren erstreckt er sich rostrad bis auf das Pharyngobranchiale 2 vor. Die Insertion liegt am dorsalen Fortsatz des Epibranchiale 3. Er inseriert hier mit zwei Köpfen, zwischen denen ein Blutgefäß hindurchtritt (Abb. 9). Seine Kontraktion hebt die miteinander verbundenen Epibranchialia 3 und 4 um ihr Gelenk mit den Pharyngobranchialia 3 und 4 an und erweitert den kaudalen Bereich der Kiemenhöhle.

Ebenfalls zu den Mm. obliqui dorsales sind zwei Muskeln zu stellen, die das kaudale Ende des 5. Ceratobranchiale mit dem 4. Epibranchiale verbinden (Abb. 15, 16, 17: *38*, *39;* M. pharyngoarcualis I und II).

2 Mm. transversi dorsales sind ausgebildet; der Musculus transversus dorsalis anterior (Abb. 15, 17: *41*) zwischen den 2. Epibranchialia und der Musculus transversus dorsalis posterior (Abb. 9, 15: *42*) zwischen den hinteren Pharyngobranchialia beider Seiten.

Ein Musculus trapezius (Abb. 17: *43*) findet sich auch bei *Ammodytes tobianus* L. Er ist ebenfalls zu den Mm. interarcuales dorsales zu rechnen. Mit langer Sehne entspringt er dicht kaudal vom kaudalen Hyomandibulargelenk am Schädel (Pteroticum). zieht dann lateral vom ventralen Ast des Posttemporale vorbei und inseriert wiederum mit Sehnenfasern an der rostalen Kante des Cleithrums. D i e t z (1914/21) bezeichnet ihn als hinteren M. levator posterior oder auch als Cephalo-Scapularis.

Im System der Mm. interarcuales ventrales (C_{3-7} v; Abb. 16 u. 17) sind Mm. obliqui ventrales an den ersten vier Kiemenbögen ausgebildet (Abb. 16, 17: *44*, *45*, *46*, *47*).

Die Muskeln der drei ersten Bögen (*44*, *45*, *46*) entspringen von der ventralen Fläche der Hypobranchialia 1—3, ziehen an der Ventralseite über die Hypo-Ceratobranchialgelenke hinweg und inserieren, teilweise mit kurzer Sehne, am ventro-rostralen Ende der Ceratobranchialia 1—3. Der M. obliquus ventralis des 4. Bogens (*47*) entspringt mit einer Sehne am ventro-kaudalen Ende des Hypobranchiale 3, dort, wo sich die Knochenfortsätze beider Seiten in der Medianen treffen, und zieht von hier an die ventro-rostrale Fläche des Ceratobranchiale 4. D i e t z (1914/21) bezeichnet diesen Muskel als Musculus interarcualis III—IV.

Die Mm. obliqui ventrales der ersten 3 Bögen strecken bei ihrer Kontraktion die Winkel zwischen den Hypo- und Ceratobranchialia 1–3. Der Muskel des 4. Bogens senkt das 4. Ceratobranchiale gegen

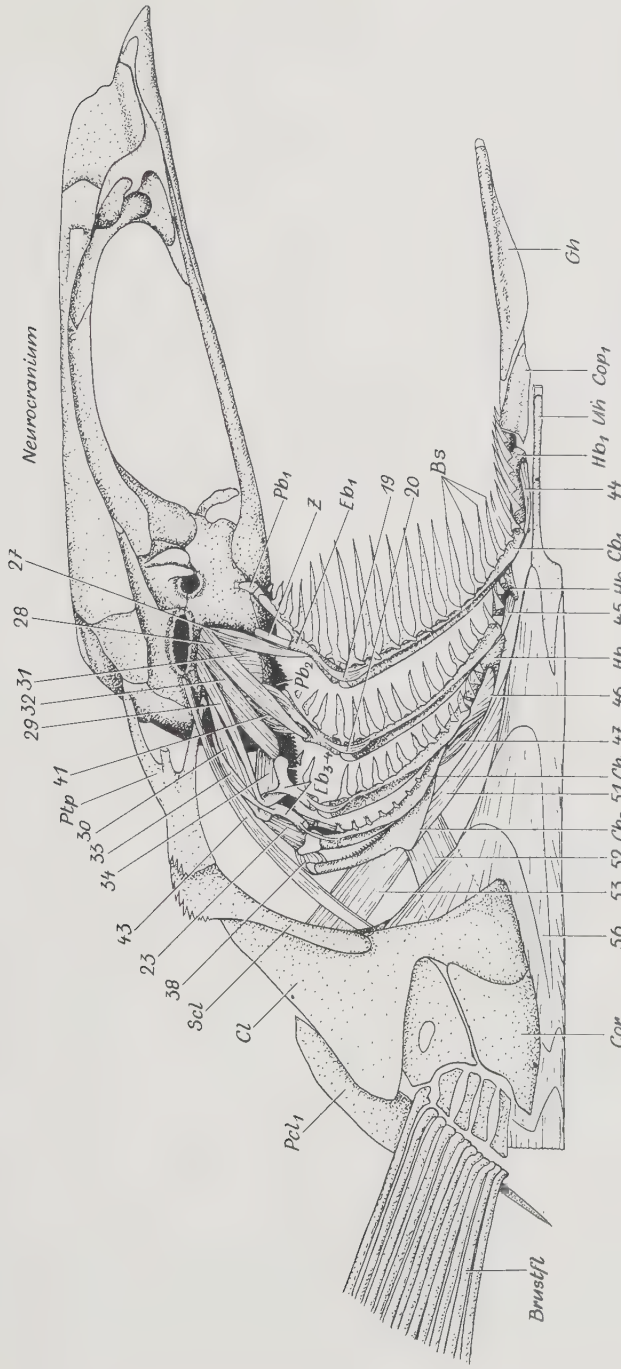

Abb. 17. *Ammodytes tobianus* L.: Schädel, Kiemenbögen mit der Copula communis und Schultergürtel, mit der zugehörigen Muskulatur. Kiemenkorb maximal geöffnet. Ansicht von der rechten Seite.

die Copula communis ab und vergrößert den kaudalen Bereich der Kiemenhöhle.

Mm. transversi ventrales spannen sich zwischen den beiden 4. Ceratobranchialia und zwischen den beiden 5. Ceratobranchialia quer zur Körperlängsachse aus (Abb. 16: *49, 50)*. Diese Muskeln ziehen die Knochen, an denen sie befestigt sind, aneinander und verengern den kaudalen Kiemenkorb.

Ein Musculus subarcualis rectus ist auf jeder Körperseite entwickelt (Abb. 16, 17: *51)*. Er entspringt an der Ventralkante des Ceratobranchiale 5, rostral von einem ventrad gerichteten Vorsprung, zieht an der Ventralseite des Kiemenkorbes rostro-ventrad und inseriert an der Dorsalkante des Urohyale. Er tritt hier in die Masse des M. sternohyoideus ein. Dietz und Vetter bezeichneten den Muskel als M. pharyngo-hyoideus. Der Muskel senkt die Ceratobranchialia 5 ventrad um ihre rostrale Befestigung an der Copula communis ab.

Die Pharyngobranchialia 5 sind mit dem Schultergürtel durch die kräftigen Mm. pharyngo-claviculares verbunden.

Der Musculus pharyngo-clavicularis externus (Abb. 16, 17: *52)* entspringt vom ventralen Teil des Cleithrums von dessen rostraler Kante und inseriert an der ventralen Kante des Ceratobranchiale 5. Er befestigt sich rostral von dem ventralen Vorsprung, bleibt aber medial von der Ursprungsstelle des M. subarcualis rectus.

Der Musculus pharyngo-clavicularis internus (Abb. 15, 16, 17: 53) entspringt weiter dorsal als der vorige Muskel von der Vorderkante des Cleithrums. Er inseriert an der kaudalen Hälfte der Ventralkante des Pharyngobranchiale 5, teilweise auch an der Ventralfläche des M. transversus ventralis posterior. Die beiden Mm. pharyngo-claviculares kreuzen sich an ihrer Insertion nicht. Ihre Funktion besteht in einer Erweiterung des kaudalen Teiles der Kiemenhöhle. Der M. pharyngo-clavicularis externus zieht dabei das Pharyngobranchiale 5 kaudo-ventrad, der M. pharyngo-clavicularis internus kaudo-dorsad.

d) Die Muskulatur des postbranchialen Vorderdarms

Der Musculus constrictor pharyngis (Abb. 15: *54)* umgreift den Schlundeingang dorsal. Er geht ohne deutliche Abgrenzung auf jeder Seite aus dem M. sphincter oesophagi hervor und umfaßt diesen und die beiden Mm. retractores ossium pharyngealium auf ihrer

Dorsalseite. Der Musculus sphincter oesophagi (Abb. 15, 16: *55)* umschließt den Vorderarm als dünne Ringmuskelschicht. Beide Muskeln kontrahieren den Vorderarm und können den Schlundeingang verschließen.

e) Der Musculus sternohyoideus und der Ansatz der Rumpfmuskulatur am Schädel

Der Musculus sternohyoideus zieht als starker Längsmuskel unter dem Kiemenkorb nach vorn (Abb. 17: *56)*. Sein ventraler Teil geht direkt aus der ventralen Körperlängsmuskulatur hervor; die dorsalen Fasern befestigen sich am ventralen Teil des Cleithrums, besonders an dessen Rostralkante. Er inseriert breitflächig am Urohyale, nachdem er dorsal den M. subarcualis rectus aufgenommen hat. Über das Urohyale ist er mit den Hypohyalia jeder Körperseite verbunden. 2 Myosepten weisen noch auf seine Entstehung aus der Körperlängsmuskulatur hin.

Der M. sternohyoideus ist ein Inspirationsmuskel. Er zieht über das Urohyale die ventralen Enden des Hyoidbogens kaudad. Dabei senkt er auf 2 Wegen den Unterkiefer ab und spreizt die Suspensorien auseinander. Erstens wird über die sehnige Mundbodenhaut und indirekt auch über den M. protractor hyoidei der Unterkiefer abgesenkt. Die Kaudadführung der Hyalspangen ist aber noch über einen weiteren Mechanismus an der Absenkung des Unterkiefers beteiligt: das Epihyale nimmt durch seine Verbindung mit dem Interoperculum dieses kaudad mit und überträgt über das Ligamentum mandibulo-interoperculare (XII) einen kaudad gerichteten Zug auf das Angulare des Unterkiefers. Er senkt die Mandibula ab.

Zweitens werden die Suspensorien abgespreizt. Da die Hyalia an der Innenseite der Suspensorien mit den kleinen, hantelförmigen Stylhyalia befestigt sind, können sie dem Zug nach kaudad nur so weit folgen, als diese durch ihre Gelenkung Spielraum geben. Dann setzt sich der Zug nach kaudad in eine Spreizung der lateralen Enden der Hyalia nach laterad um und drückt die Suspensorien nach außen.

Drittens wird durch den Zug auf die Hypohyalia auch die Copula communis abgesenkt und kaudad gezogen. Die Kiemenbögen folgen dieser Bewegung in ihren ventralen Teilen, winkeln sich in den Hypo-ceratobranchialgelenken ein und spreizen sich voneinander ab. Die geschilderten Bewegungen können noch verstärkt

werden durch den Zug der ventralen Rumpfmuskulatur, die den Schultergürtel und damit den Ursprung des M. sternohyoideus kaudad zieht (vgl. Petersen 1914, Woskoboinikoff 1932, van Dobben 1937 u. a.).

Am Schädel setzt die Rumpfmuskulatur an der kaudalen Fläche breit an (Abb. 11, 12: 57). Sie bedeckt fast das gesamte Supraoccipitale, berührt gerade noch den kaudalen Rand der Frontalia und läßt von den Parietalia nur einen kleinen Teil frei. Ferner setzt sie am Epioticum, am dorsalen Rande des Opistoticum und am Exoccipitale an.

Die Rumpfmuskulatur befestigt sich auch an der medialen Fläche der Posttemporalia und tritt zwischen den beiden Zinken der Gabel dieses Knochens hindurch nach vorn zu den Parietalia und Pterotica.

Weitere Muskelbündel gehen ventral am Posttemporale vorbei und nehmen auch von diesem selbst ihren Ursprung. Sie ziehen medial vom M. dilatator operculi rostrad und setzen teils am Pteroticum, teils aber auch, über das Craniohyomandibulargelenk hinweggreifend, am kaudalen Rande des kaudalen Gelenkkopfes des Hyomandibulare an (Abb. 14: 57*a*).

B. Die Leistungen des Viscerocranialapparates von *Ammodytes tobianus* L.

Für ein Verständnis der Strukturen des Syncraniums eines Fisches ist die Analyse der Funktion seiner einzelnen Elemente notwendig. Aber erst das Zusammenwirken aller Teile des Ganzen ergibt dessen Leistung. Dieses Miteinander von Bewegungsabläufen muß bei der Beschreibung in ein Nacheinander zerlegt werden.

Nur ein kleiner Teil der Vorgänge kann am lebenden Tier von außen beobachtet werden. Einblicke in die im Innern des Tieres ablaufenden Prozesse lassen sich meist nur durch Rückschlüsse bei der Präparation des toten Tieres gewinnen. Dabei ist gerade bei extrem spezialisierten Formen die Bedeutung und Funktion einer Struktur leichter abzulesen, als bei weniger ausgeprägten Typen.

Die Leistung des Viscerocranialapparates eines Fisches besteht in der Aufnahme von Nahrung und in der Atmung. Beide Funktionen sind miteinander gekoppelt. Sie sollen getrennt nacheinander betrachtet werden.

1. Der Nahrungsaufnahmeapparat

Die Nahrung wird von *Ammodytes tobianus* L. durch Sog in die Mundhöhle aufgenommen. Bezahnte Greifkiefer, wie sie für primitive Teleostier charakteristisch sind, fehlen ihm. Statt dessen

besitzt er einen hochspezialisierten Maxillarapparat, der das Maul nach vorn röhrenförmig erweitert und den Winkel der Mundspalte seitlich schließt. Der Maxillarapparat entfaltet sich bei der Absenkung des Unterkiefers. Zugleich entsteht durch die Ausschwenkung der Suspensorien ein Sog in die Mundhöhle hinein, der die Nahrungspartikel bis in den hinteren Teil der Kiemenhöhle befördert. Ein Entweichen durch die Kiemenspalten nach außen verhindern die Branchiospinen. Die bezahnten oberen und unteren Pharyngealknochen erfassen nun die Beute wie eine zweite Kieferzange und befördern sie in den Pharynx.

Die Funktion des Maxillarapparates und des Pharyngealapparates werden getrennt nacheinander beschrieben.

a) Der Maxillarapparat

Der Maxillarapparat liegt bei geschlossenem Maule zusammengefaltet kurz hinter der Spitze und an den Seiten des Unterkiefers. Für die Stellung seiner einzelnen Elemente bei geschlossenem Maul sind zu vergleichen die Abb. 11, 12, 18 A, 38 A.

Es soll nun versucht werden, die Bewegungen der einzelnen Teile des Maxillarapparates bei der Absenkung des Unterkiefers in ihrem Zusammenhang zu beschreiben.

Der Unterkiefer beginnt, sich abzusenken. Eine solche Phase soll in Abb. 18 B gezeigt werden. Hierbei übt der Coronoidfortsatz des Unterkiefers mit seinem Knorpelpolster und dem Ligamentum maxillo-mandibulare mediale einen Druck ventrad auf das Maxillare aus. Dieses weicht dem Druck aus, indem es sich um seinen cranialen Gelenkkopf zu drehen beginnt. Sein craniodistales Ende senkt sich ab. Es schiebt dabei das craniodistale Ende des Praemaxillare vor sich her. Die Entfernung zwischen dem Coronoidfortsatz des Unterkiefers und dem distalen Ende des Maxillare verkürzt sich etwas, so daß sich das Ligamentum maxillo-mandibulare mediale (II) entspannt. Ebenso entspannt sich das Ligamentum maxillomandibulare anterius (III).

Der craniale Gelenkkopf des Maxillare, ursprünglich dorsad gerichtet, dreht sich in seine Gelenkgrube im cranialen Gelenkknorpel des Maxillare hinein und richtet sich mehr kaudad. Die verschiedenen Fortsätze am cranioproximalen Teil des Maxillare bewegen sich auf Kreisbahnen um den Drehpunkt des cranialen Gelenkkopfes: die medialen Fortsätze der Maxillaria senken sich

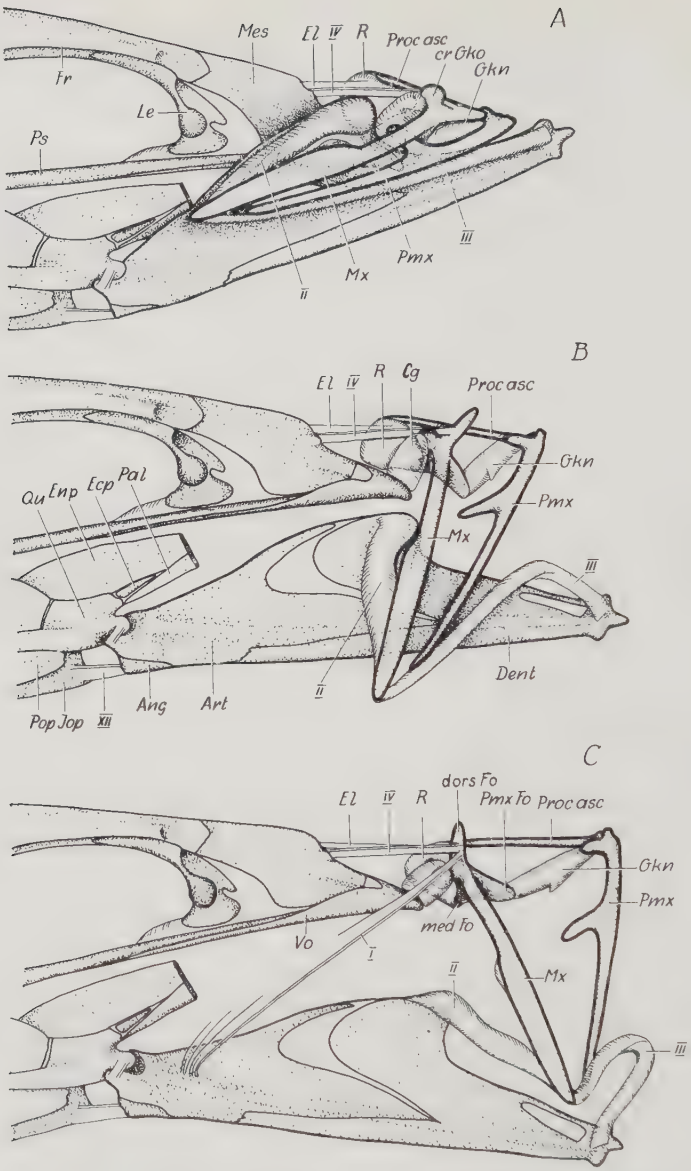

Abb. 18. *Ammodytes tobianus* L.: Vorderer Abschnitt des Schädels und Viscerocranialapparates. Die oberflächlichen Deckknochen (Nasale, Lacrymale, Suborbitalia), der vordere Abschnitt der Palatin-Pterygoid-Spange und die Muskulatur wurden entfernt. Knochen-, Knorpel- und Bänderpräparat. Die Knochen und Knorpelelemente sind halb durchsichtig gezeichnet, um die tieferliegenden Teile darzustellen. Ansicht von der rechten Seite. Darstellung der Bewegungsabläufe bei der Aktivierung des Maxillarapparates: A: Maul geschlossen, Maxillarapparat zusammengefaltet. B: Maul leicht geöffnet, Maxillarapparat halb entfaltet. C: Maul geöffnet, Maxillarapparat voll entfaltet.

dabei zunächst ventrad ab. Sie führen die rostrale Ausbuchtung des Rostralknorpels mit sich und leiten eine gegen das Maxillare gegenläufige Drehung des Rostralknorpels ein. Dieser dreht sich in der Vertikalen.

Der am weitesten dorsal gelegene Punkt auf dem Rand des Rostralknorpels bewegt sich rostrad. An diesem Punkte sind die Processus ascendentes der Praemaxillaria angebändert. Sie erfahren also einen rostrad gerichteten Schub, den sie nach vorn auf die Praemaxillaria übertragen: Die Praemaxillaria beginnen sich vorzustülpen.

Zwischen den Processus ascendentes und der Oberkante des Rostralknorpels bildet sich ein Winkel, der sich ständig vergrößert. Der Drehpunkt liegt in der Syndesmose.

Zu gleicher Zeit vergrößert sich auch der Winkel zwischen den Processus ascendentes und den lateralen Teilen der Praemaxillaria, weil die craniodistalen Spitzen der Praemaxillaria abwärts und vorwärts gedrückt werden. Sie drehen sich dabei um ihre gelenkige Verbindung in der Spitze des Oberkiefers. Die Praemaxillarfortsätze der Maxillaria (Pmx Fo) drehen sich auf einer Kreisbahn auf der Ventralseite der cranialen Gelenkköpfe rostrad und führen die Gelenkknorpel zwischen Maxillare und Praemaxillare (Gkn) vor sich her. Auch sie mögen einen leichten Druck rostrad und dorsad auf die Spitze des Oberkiefers ausüben. Die beginnende Drehung des Rostralknorpels entspannt das Ligamentum palato-praemaxillare (Abb. 8: VI). Der elastische Gewebestrang zwischen Mesethmoid und Rostralknorpel wird gedehnt.

Die fortschreitende Absenkung des Unterkiefers stellt den Maxillarapparat ganz auf. Die Abbildungen 5, 18 C und 38 B sollen diese Phase veranschaulichen.

Der Coronoidfortsatz des Unterkiefers hat mit seinem Knorpelpolster und dem Ligamentum maxillo-mandibulare mediale (II) das Maxillare zunächst so weit vor sich hergeschoben, daß es senkrecht steht. Hierbei wurde das Ligament erst entspannt, dann aber auf Druck beansprucht. Diesem Druck vermag es infolge seiner bindegewebig-knorpeligen Konsistenz standzuhalten. Es stemmt sich also gegen das craniodistale Ende des Maxillare. Dieses kann nur nach rostrad ausweichen. Es wird daher rostrad vom Coronoidfortsatz des Unterkiefers abgestemmt. Es bewegt sich dabei so weit nach vorn, daß die Längsachse des Maxillare schließlich schräg von

ventrad-rostrad nach dorsad-kaudad verläuft: Das Maxillare hat eine Drehung von ca. 100° um seinen cranialen Gelenkkopf ausgeführt.

Es schiebt hierbei das craniodistale Ende des Praemaxillare vor sich her. Das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (III), ebenfalls bindegewebig-knorpelig, wölbt sich nach vorn vor. Es bildet die Begrenzung des Mundrandes zwischen Unter- und Oberkiefer.

Die cranialen Gelenkköpfe der Maxillaria, die bei geschlossenem Maul dorsad gerichtet waren, zeigen bei senkrecht stehender Längsachse des Maxillare kaudad und weisen bei maximal vorgestülptem Maxillare ventro-kaudad. Sie drehen sich dabei in ihre Gelenkgruben in den cranialen Gelenkknorpeln der Maxillaria hinein.

Die starke Drehung der Maxillaria hat weiter zur Folge, daß sich die Spitzen ihrer medianen Fortsätze (med Fo) auf ihrer Kreisbahn um die cranialen Gelenkköpfe ventro-rostrad bewegen und schließlich ventrad zeigen. Die mit ihnen verbundene Ausbuchtung des Rostralknorpels folgt der Bewegung. Der Rostralknorpel rollt gleichsam nach vorn. Seine Gelenkung mit den Processus ascendentes der Praemaxillaria auf seiner Dorsalkante wandert rostradventrad. Er schiebt die Processus ascendentes vor sich her und winkelt sie um ihre gemeinsame Syndesmose von sich ab. Ihre Längsachse ist jetzt genau rostro-kaudad gerichtet. Der Schub wird rostrad auf die cranioproximalen Spitzen der Praemaxillaria übertragen und führt sie weit rostrad.

Da zu gleicher Zeit auch die craniodistalen Enden der Praemaxillaria, wie oben geschildert, rostrad geführt worden sind, stehen beide Praemaxillaria nun annähernd senkrecht und bilden mit ihren Processus ascendentes fast einen rechten Winkel.

Die Praemaxillarfortsätze der Maxillaria (Pmx Fo) richten sich bei maximal geöffnetem Maule rostralwärts. Die Gelenkknorpel (Gkn), über die sie mit den Gelenkfortsätzen der Praemaxillaria (art proc) in Verbindung stehen, spannen sich frei im Dach der Schnauze aus. Wie die Beobachtung zeigte, sind sie bei größtmöglicher Öffnungsweite der Kiefer etwas auf Zug beansprucht. Die Membran zwischen Praemaxillare und Maxillare ist voll entfaltet (Abb. 8).

Die soeben beschriebene Bewegung des Maxillare, die über den Rostralknorpel zu einer Ausstülpung des Praemaxillare führte, läuft zusammen mit einer zweiten Bewegung dieses Komplexes ab.

Diese zweite Bewegung wird durch das Ligamentum primordiale (I) hervorgerufen. Es wird bei der Absenkung des Unterkiefers gespannt. Das Band läuft bei geringen Öffnungsweiten ventrolateral am cranialen Gelenkkopf des Maxillare vorbei. Es zieht ventro-kaudad. Kaudad kann ihm das Maxillare nicht folgen, da es durch den cranialen Gelenkknorpel des Maxillare gegen den Vomer abgestützt ist. Aber ventrad senkt es sich zusammen mit dem gesamten, mit ihm verbundenen Knorpelkomplex etwas ab. Die Bewegung wird durch die Elastizität der cranialen Gelenkknorpel der Maxillaria ermöglicht.

Diese leichte Absenkung der Maxillaria verstärkt über die medialen Fortsätze die Ventradbewegung der vorgewölbten Kante des Rostralknorpels und fördert so die Vorstülpung der Praemaxillaria.

Das Ligamentum palato-praemaxillare (VI) ist bei maximal vorgestülptem Oberkiefer wieder gespannt und arretiert seine Rostradbewegung. Ebenso ist der elastische Gewebestrang auf seine größte Länge gedehnt.

Das kaudale Ende der Processus ascendentes der Praemaxillaria liegt zwischen den dorsalen Fortsätzen der Maxillaria. Diese Fortsätze stehen nun senkrecht nach oben. Durch die durch das Ligamentum primordiale bedingte Absenkung der Maxillaria ragen sie aber nicht wesentlich über das Niveau der Oberfläche des Schädels hinaus. Einen lateralen Halt und eine Führung für die Maxillaria geben die an der Basis der dorsalen Fortsätze lateral anliegenden rostralen Spitzen der Palatina, die mit ihren Bändern (V) am Maxillare befestigt sind. Außerdem sind die Maxillaria an dieser Stelle noch durch die Ligamenta mesethmo-maxillaria (IV) gegen eine Rostrad-Verschiebung gesichert.

Es bleibt nun noch eine dritte Bewegung des Maxillarapparates zu beschreiben. Sie besteht in einer Lateradführung der craniodistalen Enden der Maxillaria und Praemaxillaria während der Ausstülpung. Die Ausschwenkung der Suspensorien führt die Quadratomandibulargelenke laterad. Die kaudalen Enden der Unterkieferäste werden voneinander entfernt. Zugleich drehen sich die Unterkiefer dabei um ihre Längsachsen, so daß die Dorsalkanten nach außen geführt werden. Die Drehung wird durch die Schräglage der Achse der Unterkiefersymphyse bedingt.

Die Coronoidfortsätze der Unterkieferäste drängen auf diese Weise die craniodistalen Enden der Maxillaria und Praemaxillaria

nach außen. Die Maulöffnung wird laterad erweitert. Die Bewegung sichert außerdem, daß die Coronoidfortsätze der Unterkiefer bei der Absenkung nicht medial am Maxillare vorbeigleiten, ohne diese vorzustemmen.

Die Zusammenfaltung des Maxillarapparates wird ebenso wie seine Aufstellung durch die Bewegung des Unterkiefers herbeigeführt.

Die Anhebung des Unterkiefers entspannt zunächst das auf Druck beanspruchte Ligamentum maxillo-mandibulare mediale (II). Das Band zieht anschließend die craniodistalen Enden von Maxillare und Praemaxillare an den sich dorsad bewegenden Coronoidfortsatz des Unterkiefers heran und dreht beide Knochen in ihre Ausgangsstellung zurück. Das elastische Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (III) drückt die Enden von Praemaxillare und Maxillare kaudad und unterstützt die Rückführung. Es ist ebenso wie das vorige Band bei geschlossenem Maule gespannt.

Die Bewegungen der Fortsätze des cranioproximalen Kopfes des Maxillare und des Rostralknorpels verlaufen rückläufig. Sie führen auch das Praemaxillare zurück.

Den Hauptanteil an der Rückführung des Praemaxillare haben aber offenbar die Bindegewebsfasern in der Haut zwischen Maxillare und Praemaxillare. Sie verbinden beide Knochen miteinander. Ein besonders dichtes Bündel geht vom lateralen Rand des Gelenkknorpels zwischen Maxillare und Praemaxillare an die Rostralkante des Maxillare (Abb. 9). Mit Hilfe dieser Fasern zieht das Maxillare das Praemaxillare hinter sich her und zu sich heran.

Weiterhin zieht der Praemaxillarfortsatz des Maxillare (Pmx Fo) über den Gelenkknorpel zwischen Maxillare und Praemaxillare (Gkn) die cranioproximale Spitze des Praemaxillare kaudad. Der Knorpel liegt bei zusammengefaltetem Maxillarapparat wieder in der löffelförmigen Fläche des Praemaxillarfortsatzes des Maxillare, der seinerseits den Vomer berührt.

Der Rostralknorpel wird durch die rückläufige Bewegung der medialen Fortsätze der Maxillaria einerseits und durch den nun kaudad gerichteten Schub der Processus ascendentes der Praemaxillaria andererseits auf der Oberfläche des Schädels wieder zurückgerollt. Der elastische Gewebestrang zieht sich dabei zusammen und die Ligamenta palato-praemaxillaria werden kaudad gespannt. Praemaxillaria und Processus ascendentes der Praemaxillaria win-

keln sich wieder gegeneinander bis zu ca. 35° ein. Das Ligamentum primordiale (I) wird entspannt, und das Maxillare und der mit ihm verbundene Knorpelkomplex federn in ihre Ausgangsstellung zurück.

Auch die Unterkieferäste haben sich um ihre Längsachsen zurückgedreht. Die Coronoidfortsätze legen sich lateral an die Palatina an. Der Kopf ist wieder schmal und pfeilförmig zugespitzt.

Die Mechanik des Maxillarapparates von *Ammodytes tobianus* L. ist schon von Thilo (1920) und von van Dobben (1937) beschrieben worden. Ihre Darstellung weicht jedoch von der oben gegebenen wesentlich ab.

Thilo vergleicht den Mechanismus mit der Schubkurbel einer Dampfmaschine. Den Unterkiefer vergleicht er mit der Kurbel, das Praemaxillare mit seinem Processus ascendens mit der Schubstange und den Rostralknorpel, den er für knöchern hält, mit dem Schieber einer Maschine. Die kreisförmige Bewegung der Spitze der Kurbel (des Unterkiefers) soll nach seiner Ansicht die Schubstange (das Praemaxillare) vorziehen. Der knöcherne Schieber (der Rostralknorpel) gleitet dabei geradlinig auf dem „Nasenrücken" nach vorn.

Eine Zugwirkung des Unterkiefers auf das Praemaxillare konnte jedoch nicht beobachtet werden.

Die entscheidende Rolle, die das Maxillare bei der Vorstülpung des Praemaxillare spielt, läßt Thilo unberücksichtigt.

Van Dobben schreibt die Ausstülpung des Maxillarapparates hauptsächlich dem Ligamentum primordiale zu. Das Band soll den dorsalen Fortsatz des Maxillare oberhalb seines Drehpunktes mit dem Palatinum kaudad ziehen. Der laterale Teil des Maxillare, jenseits des Drehpunktes, bewegt sich dabei nach vorn und schiebt das Praemaxillare vor sich her.

Nach meiner Beobachtung ist das Ligamentum primordiale aber nicht an der Drehung des Maxillare beteiligt. Es geht ventro-lateral am Drehpunkt des Maxillare vorbei und senkt den gesamten Knorpelkomplex auf der Schädelspitze nur etwas ab. Erst bei maximal geöffnetem Maule könnte ein Zug des Bandes auch ausstülpend wirken, denn dann erst hat sich der Drehpunkt des Maxillare so weit gesenkt, daß das Ligament latero-dorsal an ihm vorbeiläuft.

Nach van Dobben soll außerdem die rostrale Portion des Musculus adductor mandibulae den Maxillarapparat ausstülpen können. Er nennt die Portion Musculus maxillomandibularis. Der Muskel, der seiner Ansicht nach nur zwischen dem dorsalen Fortsatz des Maxillare und dem Unterkiefer ausgespannt ist, müßte seiner Meinung nach imstande sein, unabhängig vom Senken des Unterkiefers Maxillare und Praemaxillare auszustülpen.

Wie weiter oben beschrieben, inseriert die rostrale Portion des Musculus adductor mandibulae zusammen mit dem Ligamentum primordiale am Maxillare. Sie kann daher aus den schon für dieses Band geschilderten gleichen Gründen nicht das Maxillare nach vorn drehen.

Außerdem ist der Muskel, der eng mit dem Hauptteil des adductors im Zusammenhang steht, nur bei der Anhebung der Mandibel kontrahiert. In dieser Phase schließt sich aber der Maxillarapparat.

Der Rostralknorpel und die Processus ascendentes der Praemaxillaria werden von van Dobben ebenso wenig beschrieben, wie die Stemmwirkung des Ligamentum maxillo-mandibulare mediale.

b) Der Pharyngealapparat

Als Pharyngealapparat sollen die bezahnten Elemente im Dach und am Boden des Kiemenkorbes mit der ihnen zugehörigen Muskulatur bezeichnet werden. Er besorgt das Festhalten der Nahrung und ihren Transport in den Pharynx. Seine Bewegungen bestehen in einem Schließen und Öffnen der „Pharyngealzange", die aus den oberen und unteren Schlundknochen besteht und in einer Rostro-kaudad-Bewegung des gesamten Apparates. Beide Bewegungen sind miteinander gekoppelt.

Der Zug der Mm. levatores arcuum branchialium externi et interni zieht die Pharyngobranchialia und Epibranchialia rostro-dorsad. Der dorsale Teil der Pharyngealzange wird angehoben. Der ventrale Teil der Zange, der aus den Ceratobranchialia 5 besteht, wird durch den Zug der Mm. pharyngo-claviculares interni et externi kaudad und kaudo-ventrad abgesenkt. Auch der Zug der Mm. subarcuales recti senkt die 5. Ceratobranchialia. An der Erweiterung des Kauraumes sind auch die Mm. obliqui dorsales und die Mm. transversi dorsales anterior et posterior beteiligt.

Das Schließen der Pharyngealzange verläuft gleichzeitig mit einer Kaudad-Bewegung. Beide Bewegungen werden zusammen vom M. retractor ossium pharyngealium ausgeführt.

Er zieht die Pharyngobranchialia 2, 3, und 4 beider Seiten kaudad. Die Kaudad-Bewegung wird durch den elastischen Knorpelstab Z begrenzt, der die vorgenannten Knochen rostral mit Epibranchiale 1 verbindet. Durch den Ansatz an der Medialkante der 3. Pharyngobranchialia streckt der Muskel zugleich den Winkel, den die Pharyngealstücke beider Seiten in der Medianen miteinander gebildet hatten.

Eine Schließung des Kauraumes führt auch der Zug der Mm. interbranchiales mediales herbei. Sie verkleinern den Winkel zwischen den Epibranchialia 4 und Ceratobranchialia 4. Eng im Anschluß an diese Muskeln wirken auch die Mm. pharyngoarcuales I und II. Sie ziehen die kaudalen Enden der Pharyngobranchialia 5 an das 4. Epiceratobranchialgelenk heran. Zugleich nähern die Mm. transversi ventrales anterior et posterior die Ceratobranchialia 4 und 5 jeder Seite einander an. Abschließend muß in diesem Zusammenhang auch der M. protractor hyoidei erwähnt werden, der in gleicher Phase die Copula communis rostro-dorsad führt und damit die rostralen Enden der Ceratobranchialia 5 anhebt.

Als Resultat der geschilderten Bewegungen ergibt sich, daß die Teile der Pharyngealzange gegeneinander gepreßt werden. Die Nahrungsteile werden festgehalten. Eine Zerkleinerung findet bei *Ammodytes tobianus* L. offenbar nicht statt. Die von mir im Vorderdarm vorgefundenen Krebschen waren nur wenig beschädigt.

Wie die Nahrung aus dem Bereich der Pharyngealzähne weiter in den Pharynx befördert wird, ist schwierig vorzustellen. Maßgeblichen Anteil daran hat wahrscheinlich der M. constrictor pharyngis und der M. sphincter oesophagi im Zusammenwirken mit dem M. retractor ossium pharyngealium.

2. *Der Atmungsapparat*

Der Atmungsapparat der Teleostier wurde von Woskoboinikoff (1932) beschrieben:

Der Apparat arbeitet nach dem Prinzip einer Saug-Druck-Pumpe. Eine innere oder praebranchiale Atmungshöhle ist von zwei postbranchialen oder äußeren Atmungshöhlen zu unterscheiden.

Die praebranchiale Atmungskammer ist der Mundraum; die postbranchialen Atmungskammern liegen unter den Kiemendeckeln und den Branchiostegalmembranen jeder Seite. Zwischen der vorderen und den hinteren Kammern liegen die Kiemen, die nur in der Richtung von vorn nach hinten vom Wasser durchströmt werden können. In der anderen Richtung fließt das Wasser nicht, da die Kiemenblättchen infolge ihrer dichten Verzahnung beim lebenden Tier als Rückstauventile wirken.

Bei normaler Atmung fließt ein kontinuierlicher Wasserstrom durch die Kiemenspalten. Er entsteht dadurch, daß die Operculardeckelpumpe zeitlich etwas nach der Mundhöhlenpumpe arbeitet. Beide Pumpen können aber auch unabhängig voneinander bleiben, so daß die Atemwasserversorgung auch dann noch gesichert ist, wenn nur eine von beiden Pumpen tätig ist.

Ammodytes tobianus L. zeigt den soeben geschilderten Atmungsmechanismus in typisch ausgeprägter Form.

Der Atemmechanismus von *Ammodytes tobianus* L. muß den Anforderungen zweier Lebensbereiche entsprechen; denn der Fisch lebt als Schwimmer im freien Wasser, er kann sich aber auch in den Sandgrund eingraben. Er ist dann offenbar vollständig vom Sand bedeckt und übersteht so auch ein Trockenfallen des Sandes durch Ebbe oder Niedrigwasser.

Wie atmet *Ammodytes tobianus* L., wenn er sich in den Sand eingegraben hat? Das oberständige Maul läßt ihn für diese Lebensweise recht ungeeignet erscheinen.

Er wird es wohl nur einen kleinen Spalt weit öffnen können, damit kein Sand in die Mundhöhle eindringt. Der den Kopf ringsum umgebende Sand behindert auch die Ausschwenkung der Suspensorien und Opercularia. Aber die kräftige Muskulatur der wohlentwickelten Branchiostegalstrahlen deutet darauf hin, daß hier der Hauptantrieb der Atemwasserversorgung zu suchen ist.

Der branchiostegale Anteil der postbranchialen Atmungshöhlen übernimmt daher die Pumpenfunktion während des Aufenthaltes im Sand.

Schwierig bleibt vorzustellen, wie sich *Ammodytes tobianus* L. in den Sand eingräbt. Mit geschlossenem Maule bohrt er sich wahrscheinlich mit dem Kopf voran unter schlängelnden Körperbewegungen schräg vorwärts-abwärts in den Sand ein. Sein spitzer Kopf mit dem weit vorstehenden Unterkiefer kommt ihm dabei zustatten. Der Maxillarmechanismus spielt sicherlich bei der Bewegung keine Rolle.

Eine ganz andere Art des Einwühlens in den Sand wendet *Callionymus lyra* L. an. Dieser gräbt sich unter schlängelnder Bewegung des Körpers mit Hilfe der breiten Brust- und Bauchflossen, die den Körper mit Sand bewerfen, in den Boden ein. Er versenkt sich dabei in horizontaler Lage senkrecht in den Grund. Die Augen bleiben jedoch unbedeckt vom Sand. Für *Ammodytes* ist diese Methode nicht anzunehmen, da er nur sehr schmale Brustflossen und keine Bauchflossen besitzt.

V. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv.

Allgemeines (Gestalt, Vorkommen, Nahrung)

Ammodytes lanceolatus Lesauv., der große Sandspierling oder Sandaal, erreicht eine Länge von 20 bis 30 cm. In der äußeren Körperform gleicht er der kleineren Art *A. tobianus* L. weitgehend.

Seine Praemaxillaria sind jedoch nicht vorstülpbar. Außerdem besitzt er zwei charakteristische, kleine, zahnartige Haken am Vomer, die in die Mundhöhle vorragen.

Die Färbung ist auf dem Rücken mehr grünlich. Zwischen der Spitze der Schnauze und dem Auge ist auf jeder Seite ein schwarzer Fleck ausgebildet.

Ammodytes lanceolatus Lesauv. wird in geringerer Zahl fast immer gleichzeitig mit der kleineren Art *A. tobianus* L. zusammen angetroffen. Die geographische Verbreitung stimmt bei beiden Arten im wesentlichen überein. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. geht jedoch nicht ganz so weit nach Norden und scheint im arktischen Gebiet zu fehlen. Er ist ein Räuber und frißt kleinere Fische. Die Hauptnahrung besteht für ihn offenbar aus *Ammodytes tobianus* L. In gleicher Weise wie die kleinere Art scheint er sich in den Sand eingraben zu können (Ehrenbaum 1936).

A. Morphologie des Maxillarapparates von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv.

Ammodytes lanceolatus Lesauv. unterscheidet sich in charakteristischer Weise von *A. tobianus* L. durch den Bau seines Maxillarapparates. Die Praemaxillaria von *A. tobianus* L. sind vorstülpbar, so daß sie so weit nach vorn reichen können, wie die Spitze des Unterkiefers lang ist. Bei *A. lanceolatus* Lesauv. sind die Praemaxillaria dagegen nicht vorstülpbar. Dieses Merkmal dient unter anderen auch zur Bestimmung beider Arten.

Der praeorbitale Teil des Schädels von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. ist im Verhältnis zu dem von *A. tobianus* L. mehr dorsoventral abgeflacht und rostrad verlängert (vgl. Abb. 19 mit Abb. 18 und Abb. 2). Die Dorsalkante des Mesethmoides (Abb. 19: Mes), das gleichfalls senkrecht steht, bleibt mit der Dorsalfläche der Frontalia (Abb. 19: Fr) etwa in einer Ebene. Bei *A. tobianus* L. fällt die Dorsalkante des Mesethmoides in ihrem rostralen Teil stark ventrorostrad ab. Der Unterschied hängt mit der Ausbildung des Rostralknorpels zusammen.

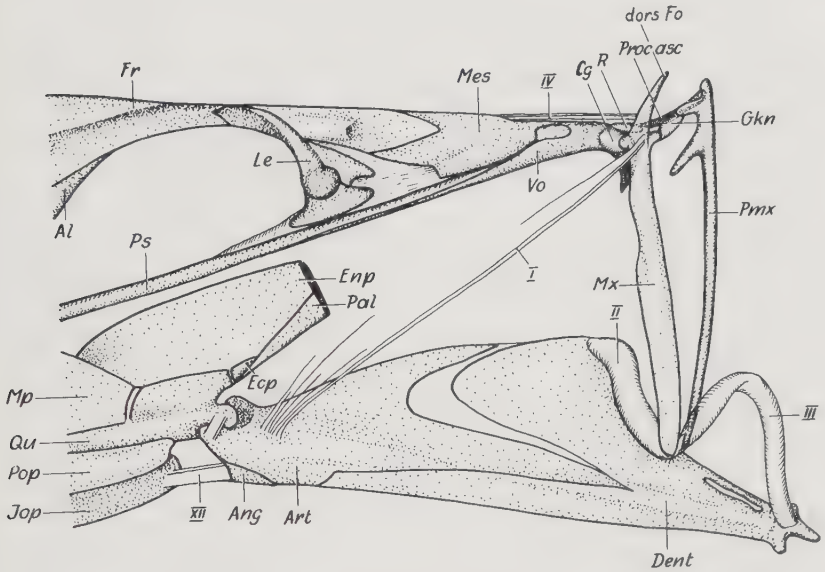

Abb. 19. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv.: Vorderer Abschnitt des Schädels und Viscerocranialapparates.

Die oberflächlichen Deckknochen (Nasale, Lacrymale, Suborbitalia), der vordere Abschnitt der Palatin-Pterygoid-Spange und die Muskulatur wurden entfernt. Knochen-, Knorpel- und Bänderpräparat. Ansicht von der rechten Seite. Maul geöffnet, Maxillarapparat voll entfaltet.

Bei *A. tobianus* L. besteht der Rostralknorpel aus einer in der Medianen senkrecht stehenden Knorpelscheibe, die auf der Dorsalfläche des Vomer steht. Bei *A. lanceolatus* Lesauv. ist er bedeutend kleiner und bildet ein dorso-ventral abgeplattetes Scheibchen (Abb. 19: R). Dies Scheibchen liegt ebenfalls dem Vomer dorsal auf.

Bei beiden Fischen ist aber die Oberfläche des Kopfes glatt, ohne vorspringende Kanten, und läuft nach vorn konisch in eine

Spitze aus. Die starke dorso-ventrale Ausdehnung des Rostralknorpels von *A. tobianus* L. wird durch die kräftige Ventro-rostrad-Führung des rostralen Teiles der Dorsalkante des Mesethmoides ausgeglichen (Abb. 5, 12, 18).

Die Verhältnisse sind bei *A. lanceolatus* Lesauv. insofern bedeutend einfacher, als sich hier der Rostralknorpel durch seine dorso-ventral abgeplattete Gestalt und seine Kleinheit dem Niveau der dorsalen Schädelfläche anpaßt. Die dorsale Mesethmoidalkante bleibt daher in einer Ebene mit den Frontalia und der Dorsalfläche des Vomer (Abb. 19).

Die Vomeres beider Fische unterscheiden sich voneinander (Abb. 19: Vo). Bei *A. lanceolatus* Lesauv. sind die rostro-lateralen Ecken des Vomer ventrad herabgebogen und in je eine scharfe Spitze ausgezogen. *A. tobianus* L. fehlen diese Zacken. Auch dieser Unterschied wird zur Artbestimmung herangezogen.

Es ist dabei von zwei „Zähnen" auf dem Vomer des *A. lanceolatus* Lesauv. die Rede (Bahr 1935, Bruun 1941, Kändler 1941, Forest 1950; Jourdain 1879 nennt sie „Saillies dentiformes"; Raitt 1934 setzt das Wort „teeth" in Anführungszeichen, während Duncker und Mohr 1935 von zahnartigen Fortsätzen auf dem Vomer sprechen.) Es scheint sich nicht um echte Zähne zu handeln, sondern, wie schon beschrieben, um Teile des Vomer selbst. Sie vertreten hier offenbar die Stelle von echten Zähnen, die bei vielen Teleostiern auf dem Vomer anzutreffen sind, denn die Spitzen der Haken hatten bei den von mir untersuchten Exemplaren die Haut durchbrochen und ragten frei in die Mundhöhle.

Eine genaue Klärung der Verhältnisse läßt sich wahrscheinlich erst durch eine histologische Untersuchung erreichen.

Ammodytes lanceolatus Lesauv. lebt als Räuber und überwältigt Fische, die maximal halb so groß sein können wie er selbst ist. (Kändler 1941, p. 117 fand in einem Exemplar von 30 cm Länge einen *Ammodytes marinus* von 16 cm Länge.) Es ist denkbar, daß er mit Hilfe dieser „Vomerhaken" die Beute im Maule festhält, zumal die Kiefer des ausgewachsenen Tieres zahnlos sind.

Eine Verwendung von lebendem Knochen, der, vom Integument entblößt, freiliegt und Zahnfunktion übernimmt, ist bisher nur für die Arthrodiren † beschrieben worden (Gross 1957): Bei *Coccosteus*, *Plourdosteus* und *Dinichthys* hatten die Schneidekanten der Gnathalia Anteil an der Ergreifung und Zerkleinerung der Beute.

Der wesentliche Unterschied des Maxillarapparates der beiden hier verglichenen Arten ist in zwei Punkten zusammenzufassen.

Erstens ist der Rostralknorpel von *A. lanceolatus* Lesauv. auf eine kleine, dorso-ventral abgeflachte Scheibe reduziert. Die mit ihm verbundenen Processus ascendentes der Praemaxillaria sind etwa

nur ein Drittel so lang wie bei gleichgroßen Exemplaren von *A. tobianus* L. (Abb. 19).

Zweitens sind die Fortsätze am cranioproximalen Teil des Maxillare von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. kürzer als bei der anderen Art (vgl. Abb. 20 mit Abb. 6). Das Praemaxillare ist daher dichter am Maxillare und dieses wiederum dichter am Schädel fixiert. Entsprechend sind die knorpeligen Zwischengelenkscheiben zwischen diesen Elementen kürzer. Es handelt sich dabei einmal um den Gelenkknorpel zwischen Praemaxillare und Maxillare (Gkn) und zum anderen um den cranialen Gelenkknorpel des Maxillare (Cg, Abb. 19).

Der Unterkiefer von *A. lanceolatus* unterscheidet sich prinzipiell nicht von dem der vorher besprochenen Art. (Zwei lange, scharfe Zähne an der Spitze des Unterkiefers, wie sie T h i l o 1920 für *A. lanceolatus* Lesauv. beschrieb, konnten nirgends festgestellt werden). G r e g o r y (1933) gibt eine Abbildung des Syncraniums von *A. lanceolatus* Lesauv. von lateral und dorsal. Weitere Abbildungen finden sich bei J o u d a i n (1879).

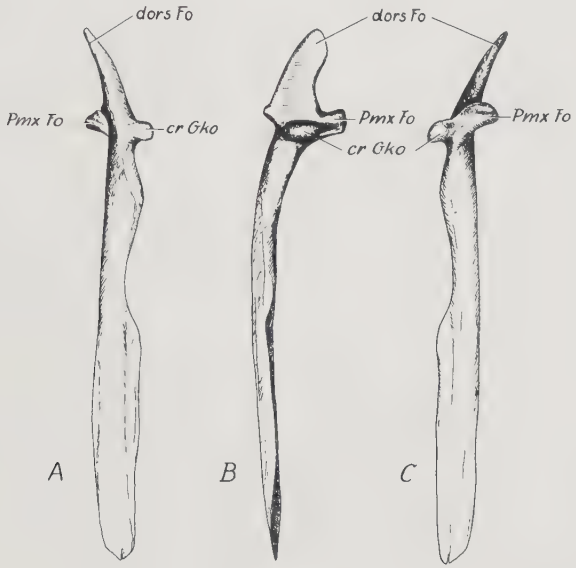

Abb. 20. *Ammodytes lanceolatus* Lesauv.: Linksseitiges Maxillare. A: Ansicht von lateral; B: Ansicht von kaudal; C: Ansicht von medial.

B. Die Leistung des Maxillarapparates von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv.

Auch bei *A. lanceolatus* Lesauv. bildet der Kopf bei geschlossenem Maule eine nach vorn gleichmäßig zulaufende Spitze. Bei geöffnetem Maule entsteht eine geräumige Öffnung. Der seitliche Abschluß der Maulspalte wird durch die nach vorn geführten distalen Enden der Praemaxillaria und Maxillaria mit der Wangenhaut herbeigeführt. Der Unterschied zu *A. tobianus* L. besteht einzig darin, daß die Praemaxillaria nicht protraktil sind.

Die Absenkung des Unterkiefers verläuft wie bei der *Ammodytes tobianus* L. In gleicher Weise wie dort drückt das Knorpelpolster des Coronoidfortsatzes des Unterkiefers zusammen mit dem Ligamentum maxillo-mandibulare mediale (II) zuerst das Maxillare ventrad vor sich her. Das Maxillare dreht sich dabei um seinen cranialen Gelenkkopf aus einer nahezu horizontalen in eine senkrechte Stellung. Bei weiterer Absenkung des Unterkiefers stemmt das Ligamentum maxillo-mandibulare mediale (II) das craniodistale Ende des Maxillare rostrad, so daß das Maxillare eine von dorsad-kaudad nach rostrad-ventrad gerichtete Stellung einnimmt. Wie bei der vorher beschriebenen Art schiebt auch hier das craniodistale Ende des Maxillare das craniodistale Ende des Praemaxillare vor sich her und krümmt das Ligamentum maxillo-mandibulare anterius (III) rostrad vor.

Bei *A. tobianus* L. laufen zugleich mit diesem Vorgang eine Reihe komplizierter Bewegungen im cranioproximalen Bereich von Maxillare und Praemaxillare ab, die dahin führen, daß die Processus ascendentes der Praemaxillaria weit rostrad geführt werden. Entscheidend ist dabei die Drehbewegung des Rostralknorpels, die weiter vorn ausführlich beschrieben wurde.

A. lanceolatus Lesauv. zeigt hier einfachere Verhältnisse. Sein kleiner, flacher Rostralknorpel bleibt bei der Öffnung des Maules auf der Dorsalseite des Vomer unbeweglich liegen. Die Drehbewegung der Maxillaria wird nicht auf ihn übertragen, denn mediale Fortsätze der Maxillaria, wie sie für *A. tobianus* L. beschrieben wurden, fehlen *A. lanceolatus* Lesauv.

Entsprechend können auch die Processus ascendentes der Praemaxillaria nicht rostrad bewegt werden. Statt dessen führen sie eine leichte Bewegung dorsad um den Punkt ihrer Ansatzstelle am Rostralknorpel aus. Ihr rostraler Teil wird zusammen mit den mit ihnen verbundenen Praemaxillaria etwas angehoben. Die Bewegung resultiert aus dem rostrad gerichteten Schub auf die craniodistalen Enden der Praemaxillaria. Er stellt die Praemaxillaria senkrecht und hebt dabei die Processus ascendentes dorsad an.

Der Winkel, den die Längsachsen der Praemaxillaria mit ihren Processus ascendentes bilden, vergrößert sich dabei etwas, da beide Teile gelenkig miteinander verbunden sind. Eine so hohe Beweglichkeit wie bei *A. tobianus* L. ist in diesem Gelenk aber offenbar nicht vorhanden. Die leichte Krümmung der Processus ascendentes paßt sich der Bewegung an.

Die Praemaxillaria stehen mit ihren Gelenkfortsätzen über die Gelenkknorpel zwischen Praemaxillaria und Maxillaria (Gkn) mit den praemaxillaren Fortsätzen der Maxillaria im Zusammenhang. Die Verbindung gibt der cranioproximalen Spitze der Praemaxillaria seitlichen Halt und sichert ihre Führung. Der Dorsadbewegung der Praemaxillaria folgen die eben erwähnten Gelenkknorpel zusammen mit den Praemaxillarfortsätzen der Maxillaria, an denen sie befestigt sind, denn diese Fortsätze der Maxillaria haben sich bei der Voranführung der craniodistalen Teile der Maxillaria ebenfalls rostro-dorsad bewegt. Sie laufen dabei ein kleines Stück auf einer Kreisbahn um die cranialen Gelenkköpfe herum.

Bei geschlossenem Maule richten sie sich ventro-rostrad, bei geöffnetem Maule dorso-rostrad. Ihre medio-kaudalen Ecken, die den medialen Fortsätzen der Maxillaria von *A. tobianus* L. entsprechen, bewegen sich dabei kaum, denn sie liegen sehr dicht an der Drehachse, die durch die beiden cranialen Gelenkköpfe der Maxillaria beider Seiten gelegt werden kann. Dementsprechend haben sie keinen Einfluß auf den mit ihnen verbundenen Rostralknorpel. Er verändert, wie schon erwähnt, seine Lage nicht.

Bei *A. tobianus* L. erhielten die medialen Fortsätze der Maxillaria dadurch eine so beträchtliche Exkursionsfreiheit, daß die Maxillaria durch die zylinderförmig langgestreckten cranialen Gelenkknorpel der Maxillaria weit vom Schädel abgerückt wurden.

Bei *A. lanceolatus* Lesauv. sind die Maxillaria so dicht am Schädel fixiert, daß kein Spielraum für eine Ausbildung eines besonderen medialen Fortsatzes vorhanden ist.

Es bleibt nun die Bewegung der dorsalen Fortsätze der Maxillaria zu betrachten. Bei geschlossenem Maule liegen sie rostrad gerichtet der Spitze der Schnauze auf. Ihre flächige Gestalt bildet ein schützendes Dach, das in der Ebene der Körperoberfläche liegt. Öffnet sich das Maul, so werden ihre Spitzen durch die Drehung der Maxillaria dorsad angehoben. Das eben erwähnte Dach winkelt sich

gegen die Dorsalfläche des Schädels ein. Die Knickungslinie läuft quer zur Längsachse des Schädels horizontal auf der Höhe der Craniomaxillargelenke.

Durch die Anwinkelung der dorsalen Fortsätze der Maxillaria, die bei maximal geöffnetem Maule nahezu dorsad gerichtet sind, wird ventral von ihnen der Raum frei, in den hinein die Praemaxillaria mit ihren Processus ascendentes angehoben werden.

Bei *A. tobianus* L. ist die vergleichbare Situation etwas anders. Die dorsalen Fortsätze der Maxillaria, die sich gleichfalls im Verlauf der Maulöffnung von rostrad nach dorsad aufrichten, erheben sich nicht wesentlich über das Niveau der Schädeloberfläche, weil sich zugleich die Maxillaria unter dem Zug des Ligamentum primordiale (I) ventrad absenken. Die Absenkung wurde durch die Elastizität der cranialen Gelenkknorpel (Cg) ermöglicht.

Der Maxillarapparat von *A. lanceolatus* Lesauv. soll im Zusammenhang mit der Lebensweise des Fisches betrachtet werden: Die Art kann es sich als Räuber offenbar nicht „leisten", einen so leicht verletzlichen Vorstreckmechanismus für seine Praemaxillaria zu besitzen, wie ihn *A. tobianus* L. zeigt. Ein sich wehrender Beutefisch könnte solch empfindlichen Maxillarapparat beschädigen. Statt dessen hebt *A. lanceolatus* nur die Praemaxillaria etwas an. Er bringt sie damit aus dem Bereich der Beute und vergrößert den Durchmesser seiner Mundöffnung noch etwas. Die Funktion des Oberkiefers als Widerlager für den Druck des Unterkiefers übernimmt der Vomer, der mit seinen beiden kräftigen, hakenförmigen Fortsätzen die Beute außerdem festhält. Ein Einsaugen der Nahrung, wie es für *A. tobianus* L. charakteristisch ist, spielt wahrscheinlich bei der Bewältigung größerer Fische durch *A. lanceolatus* keine große Rolle mehr.

Anders herum betrachtet „ermöglicht" der Vorstreckmechanismus *A. tobianus* L. den Übergang zur Plankton-Nahrung. Die röhrenförmig vorgestülpte Mundöffnung saugt in wirkungsvoller Weise kleine Organismen bis in den Bereich der Schlundzähne. Die zarte Bauweise des Maxillarapparates wird hierbei nicht durch die Beutetiere mechanisch beansprucht. Beide Fische schließen aber auf die gleiche Weise durch die Voranführung der craniodistalen Enden der Maxillaria die geöffnete Maulspalte seitlich ab. Ebenso gleichen sich beide Fische bei geschlossenem Maule in funktioneller Hinsicht vollkommen.

Die Frage, ob die viscerocraniale Funktionalität des *A. tobianus* oder die des *A. lanceolatus* als die ursprünglichere in dieser Gattung anzusehen ist, verdient höchstes Interesse, ist aber nicht leicht zu entscheiden. Trotz der größeren Simplicität des Nahrungserwerbs-Apparates von *A. lanceolatus* spricht manches dafür, daß seine Besonderheiten abgeleitet und sekundär sind, z. B. die sonderbare „Bezahnung" am Vomer und die Tatsache, daß der Fisch trotz seines dafür wenig geeigneten Viscerocraniums als Räuber und zwar hauptsächlich von *A. tobianus* lebt.

VI. *Callionymus lyra* L.

Allgemeines (Gestalt, Geschlechtsdimorphismus, Verbreitung, Verhalten, Nahrung)

Callionymus lyra L., der Leyerfisch, ist ein Bodenfisch mit flachem, fast dreieckigem Kopf, zwei D-Flossen und kehlständigen V-Flossen, die vor den P-Flossen gelegen sind. Die Kiemenöffnungen sind klein; Schuppen und Schwimmblase fehlen. Das Praeoperculum ist in einen Fortsatz ausgezogen, der in vier Zacken endet.

Männchen und Weibchen unterscheiden sich äußerlich in der Größe der Flossen und in der Färbung. Beim ♂ kann der erste D-Stachel sehr lang werden (bis zu halber Körperlänge). Die Färbung des ♂ ist sehr lebhaft mit blauen und grünen Flecken und Streifen auf sandfarbenem Grund. Das ♂ besitzt eine Analpapille. Die Schnauze des ♂ ist etwas länger und spitzer als beim ♀. Die Größe erreicht beim ♂ 30 cm, beim ♀ 25 cm.

Callionymus lyra L. ist von der spanischen Westküste und dem Mittelmeer bis zum Trondhjem-Ford verbreitet und in der Nordsee häufig. Vereinzelt dringt er bis in die westliche Ostsee vor. An der schwedischen Westküste geht er bis zum Øresund. In der irischen See ist er häufig (Mohr 1928, Ehrenbaum 1936). Seine Nahrung besteht hauptsächlich aus kleinen Crustaceen und Mollusken (Ehrenbaum 1936).

Für die Darstellung der funktions-morphologischen Analyse des Viscerocranialapparates von *Callionymus lyra L.* war es nicht erforderlich, den Geschlechtsdimorphismus der Art zu berücksichtigen. Die Untersuchungen ergaben, daß sich ♂ und ♀ im Bau und in der Funktion der beschriebenen Strukturen nicht unterscheiden.

A. Morphologie des Craniums und Viscerocranialapparates von *Callionymus lyra* L.

1. Das Knochengerüst

a) Das Neurocranium

Die Osteologie des Kopfes der Callionymidae ist von Regan (1913) und von Starks (1923 und 1926) bearbeitet worden. Starks bildet das Neurocranium von *Callionymus valenciennesi* ab. Auch bei Gregory (1933) findet

sich eine Abbildung des Syncraniums eines *Callionymus*. Auf die Einzelheiten der unterschiedlichen Auffassungen soll im Text näher eingegangen werden.

Der Kopf von *Callionymus lyra* L. ist kurz, breit und stark dorso-ventral abgeplattet. Die großen Augen sind ganz auf die dorsale Seite gewandert und liegen dicht nebeneinander. Sie ragen weit über das Niveau der Schädeldecke hinaus und sind außerordentlich gut beweglich (Abb. 39 A, B). Diese Eigenheiten geben dem Neurocranium das Gepräge (Abb. 21, 22, 23). Die Augen haben das Dach des Schädels in der Mitte bis auf einen schmalen Steg zusammengedrückt. Kaudal von dieser Einschnürung liegt die breite Gehirnkapsel, rostral die gleichfalls breit entwickelte Ethmoidalregion.

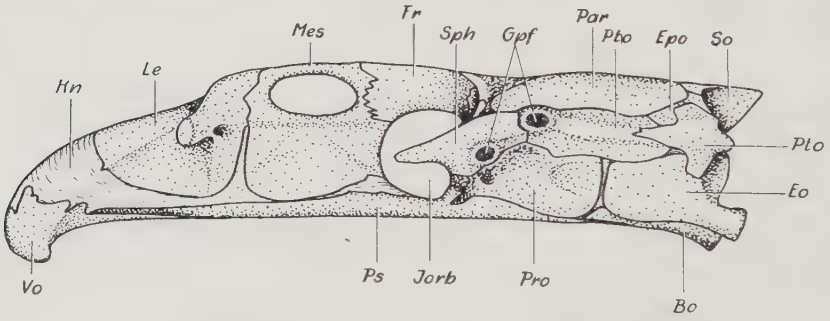

Abb. 21. *Callionymus lyra* L.: Neurocranium; Ansicht von der linken Seite.

Die Frontalia (Abb. 21, 22, 23, 28: Fr) sind verhältnismäßig klein und nur kaudal flächig ausgebildet. Rostral bilden sie einen schmalen Steg zwischen den Augen. Sie überwölben die Interorbitalöffnung (Abb. 21; Iorb.). Rostral schließt sich an sie das Mesethmoid an (Abb. 21, 22, 23, 28: Mes). Seine eigentümliche Lage und Gestalt wurde schon von Regan (1913) und ausführlich von Starks (1923 und 1926) beschrieben. Es bildet ein Interorbitalseptum. Ventral tritt es bis an das Parasphenoid heran. Sein kaudaler Rand begrenzt die Interorbitalöffnung. Rostral vom Mesethmoid liegen die Lateralethmoide (Le). Im dorsalen Bereich des Mesethmoides fällt in der Seitenansicht bei *C. lyra* L. eine große ovale Öffnung auf (Abb. 21, 37). Sie stellt gleichsam eine zweite, mesethmoidale Interorbitalöffnung dar.

Die dorsale Fläche des Mesethmoides bildet eine nach rostrad geöffnete Höhle (Abb. 22: HdMes), in die die Processus ascendentes der Praemaxillaria bei geschlossenem Maule hineinragen (Abb. 28). Die Höhle wird dadurch gebildet, daß sich die lateralen Kanten

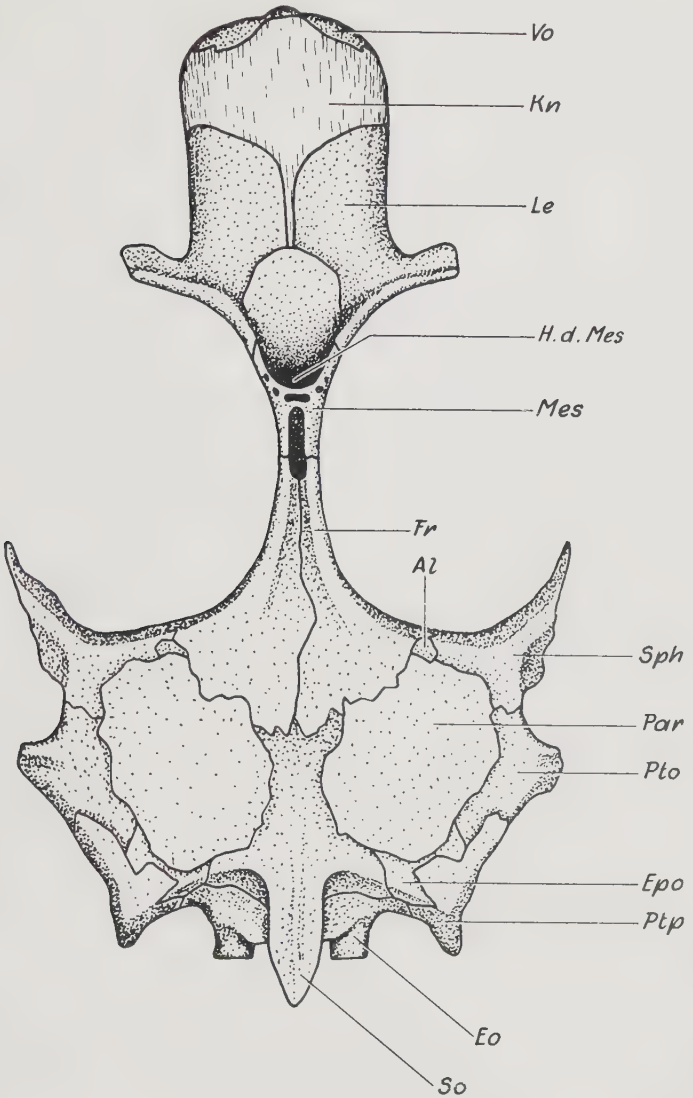

Abb. 22. *Callionymus lyra* L.: Neurocranium; Ansicht von oben.

des Mesethmoides im rostralen Teil des Knochens aufwölben. Im medialen Teile des Knochens treten die Kanten beider Seiten dorsal in der Körpermitte zusammen und formen die Decke der Höhle, die kaudad bis zum Frontale reicht. Die Decke dieser Höhle ist mehrfach von kleinen Öffnungen durchbrochen. Kaudal steht die

Höhle mit der weiter oben besprochenen ovalen Öffnung des Mesethmoides in Verbindung. In der Seitenansicht erscheint daher der Processus ascendens des Praemaxillare bei geschlossenem Maule in dieser Öffnung (Abb. 25; R.).

Rostro-lateral vom Mesethmoid liegen die beiden Lateralethmoide (Abb. 21, 22, 23, 28: Le). Ungewöhnlich ist, daß sie durch das Mesethmoid völlig von den Frontalia abgetrennt sind. Lateral besitzen sie je einen kräftigen Gelenkkopf, an dem die Lacrymalia ansetzen (Abb. 28, 32, 33: La).

Rostral von den Lateralethmoiden bleibt der ethmoidale Schädelknorpel auf eine größere Fläche hin vom Knochen unbedeckt (Abb. 21, 22: Kn). Erst seine rostrale Spitze und die Ventralfläche werden vom Vomer eingefaßt (Abb. 21, 22, 23: Vo). Der Vomer läuft kaudal in eine Spitze aus, die sich dem Parasphenoid ventral auflegt. Das Parasphenoid (Abb. 21, 23: Ps) versteift den Schädel auf der Ventralseite. Mit einem kurzen Fortsatz tritt es auf jeder Seite mit den Alisphenoiden (Al) in Verbindung. Es begrenzt die Interorbitalöffnung von ventral. Sein kaudaler Teil legt sich flächig den Prootica und dem Basioccipitale ventral auf.

Der kaudale Teil des Schädels ist dorso-ventral abgeplattet und lateral verbreitert. Er umgreift die Augen an ihrer kaudalen Seite und ist hinter ihnen auf jeder Seite in einen rostro-laterad gerichteten Zipfel ausgezogen. Dieser Zipfel wird vom Sphenoticum gebildet (Abb. 21, 22, 23, 28: Sph). Ventral und medial schließt sich das kräftige Prooticum an (Abb. 21, 23: Pro). Es folgt das Alisphenoid (Abb. 22, 23: Al), das an die beiden Knochen angrenzt. Sein medialer Teil wird ventral vom Parasphenoid und dorsal vom Frontale eingefaßt. Es bildet mit den anderen Knochen die kaudale Wand der Augenhöhle. Ein Basisphenoid fehlt.

An der lateralen Kante des Schädels schließ sich an das Sphenoticum kaudal das Pteroticum an (Abb. 21, 22, 23, 28: Pto). An beiden Knochen ist je eine Gelenkpfanne zur Aufnahme eines Gelenkkopfes des Hyomandibulare ausgebildet (Abb. 21, 23: Gpf). Die rostrale, am Sphenoticum gelegene Gelenkpfanne ist tief in den Knochen eingesenkt und von der kaudalen, am Pteroticum gelegenen, vollständig getrennt.

Die Achse des Craniohyomandibulargelenkes, die durch beide Gelenkpfannen gemeinsam verläuft, ist daher außergewöhnlich stark ventrad-rostrad aus der Horizontalebene und mediad-rostrad

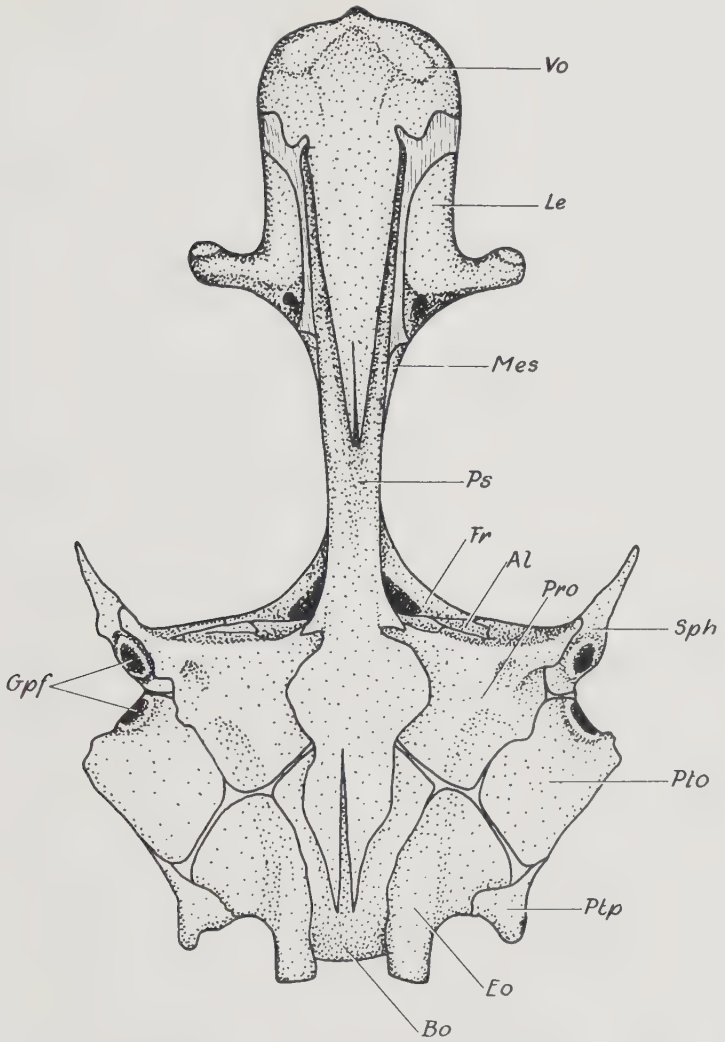

Abb. 23. *Callionymus lyra* L.: Neurocranium; Ansicht von unten.

aus der Sagittalebene verschoben. Auf die Besonderheiten der Funktion, die sich aus dieser Anordnung ergeben, soll bei der Besprechung der Leistung eingegangen werden.

In die latero-kaudale Ecke des Schädels ist das Posttemporale des Schultergürtels unbeweglich mit einbezogen (Abb. 21, 22, 23, 37: Ptp). Es liegt dem Epioticum (Abb. 21, 22: Epo) von außen fest an und verdeckt es fast vollständig.

Eine gleiche Deutung der Knochen, wie sie oben beschrieben wurde, gab auch Regan (1913). Starks (1923) dagegen hielt das Posttemporale für ein Epioticum und das Supracleithrum für ein ungegabeltes Posttemporale. Ein Supracleithrum fehlt seiner Ansicht nach dem Fisch. An das Posttemporale würde sich dann gleich das Cleithrum anschließen. Offenbar hat Starks das vom Posttemporale fast verdeckte eigentliche Epioticum übersehen und kam daher zu einer abweichenden Benennung der Knochen.

Ein Opisthoticum fehlt *Callionymus lyra* L. Die beiden Exoccipitalia (Abb. 21, 22, 23: Eo) artikulieren auf jeder Seite zusammen mit dem Basioccipitale in ihrer Mitte (Abb. 21, 23: Bo) am ersten Wirbel. Die Gelenkflächen der drei Occipitalia liegen voneinander getrennt nebeneinander in einer horizontalen Ebene. Das Supraoccipitale (Abb. 21, 22: So) ist kaudad in eine Spitze ausgezogen. Sie dient der Vergrößerung der Ansatzfläche der Rumpfmuskulatur. Dorsal liegen dem Schädel die unregelmäßig kreisförmigen Parietalia auf (Abb. 21, 22, 28: Par). Rostral werden ihre Kanten von den Frontalia bedeckt, medial sind sie durch das Supraoccipitale voneinander getrennt.

Die Nasalia (Abb. 32, 33: Nas) sind sehr dünn und liegen den Lacrymalia mit ihrem rostralen Teil auf. Sie sind in der Längsrichtung rinnenförmig eingetieft und enthalten einen Seitenlinienkanal. Rostral setzt sich der Kanal in eine sehnige Röhre fort, die sich mit einer Pore öffnet. *Callionymus lyra* L. besitzt auf jeder Körperseite nur eine einzige Nasenöffnung, die zwischen den Nasalia und den Lacrymalia gelegen ist. (Mohr 1928 beschreibt zwei Nasenöffnungen jederseits, deren vordere etwas röhrenförmig ist. Irrtümlich hielt sie vermutlich die Öffnung des im Nasale verlaufenden Seitenlinienkanals für eine vordere Nasenöffnung.)

Die Lacrymalia artikulieren mit den Lateralethmoiden auf jeder Körperseite. Am Gelenk sind sie fest mit Bindegewebe angeheftet. Breit und flächig entwickelt, greifen sie lateral an den Palatina vorbei weit nach vorn und sind miteinander durch Bindegewebe dorsal über die Körpermitte hinweg verbunden. Auf diese Weise bilden sie ein Schnauzendach (Abb. 28: Sch), das die Praemaxillaria und einen diesen aufgelagerten Bänderkomplex überdeckt. An der kaudalen Ecke besitzen die Lacrymalia einen schräg nach außen und abwärts gerichteten Fortsatz. Ein Suborbitalring fehlt; an seiner Stelle verbindet ein Strang festen Bindegewebes den Fortsatz des Lacrymale mit der rostralen Spitze des Sphenoticums. Der Strang faßt das Auge ventro-lateral ein. (Starks 1923 bezeichnet die Lacrymalia als Nasalia. Die kleinen hier beschriebenen

Nasalia erwähnt er nicht.) Dem Augapfel ist an der Rostralfläche ein kleiner, scheibchenförmiger Scleralknochen eingelagert.

b) Der erste Kieferbogen und der Kieferstiel

Maxillaria und Praemaxillaria von *Callionymus lyra* L. sind sehr beweglich am Schädel befestigt. Die Praemaxillaria können weit vorgestülpt werden. Es ist also ein ausgeprägter Maxillarapparat entwickelt, der aber hier nach einem anderen Funktionsprinzip arbeitet als bei *Ammodytes tobianus*.

Das Maxillare (Abb. 24, 25, 26, 27 B, 28, 32, 33, 34: Mx) besitzt cranioproximal einen differenzierten Kopf mit mehreren Gelenkflächen und Fortsätzen. Craniodistal ist es dorsoventral verbreitert und krümmt sich leicht ventrad. Es ist unbezahnt und beteiligt sich nur mit seinem distalen Ende an der Mundrandbildung. Am cranioproximalen Kopf des Maxillare sind zwei große, ovale, vollständig voneinander getrennte Gelenkköpfe ausgebildet.

Der eine Gelenkkopf richtet sich kaudad. Es ist der craniale Gelenkkopf des Maxillare (Abb. 26, 27: cr Gko). Mit einer dicken Zwischengelenkscheibe (Abb. 33: Cg) stützt er sich gegen die rostrale Spitze des Schädels ab.

Der zweite Gelenkkopf des Maxillare richtet sich dorsad. Er soll praemaxillarer Gelenkkopf des Maxillare genannt werden (Abb. 26: pmx Gko). Ihm liegt gleichfalls eine dicke Zwischengelenkscheibe auf (Abb. 33: Gkn). Auf dieser knorpeligen Gelenkscheibe lagert der Processus ascendens des Praemaxillare. Er kann auf ihr rostrad und kaudad gleiten.

Lateral von beiden eben besprochenen Gelenkköpfen des Maxillare ist ein kurzer dorsaler Fortsatz ausgebildet (Abb. 26: dors Fo). An ihm befestigen sich mehrere Bänder. An der Basis des dorsalen Fortsatzes des Maxillare lagert sich lateral das Palatinum an. Zwischen beiden Knochen besteht eine Gleitflächenverbindung. Die Gelenkfläche am Maxillare (Abb. 26: Lat Gf) ist mediad leicht eingedellt.

Das Praemaxillare (Abb. 24, 25, 28, 32, 33, 34: Pmx) ist in den dorsalen Mundrand eingelagert. Es hat einen gewaltigen Processus ascendens entwickelt (Abb. 24, 25, 27, 38: Proc asc). Er reicht kaudad-dorsad gerichtet weit auf die Dorsalfläche des Neurocraniums hinauf. Bei geschlossenem Maul ragt er bis in die Höhlung

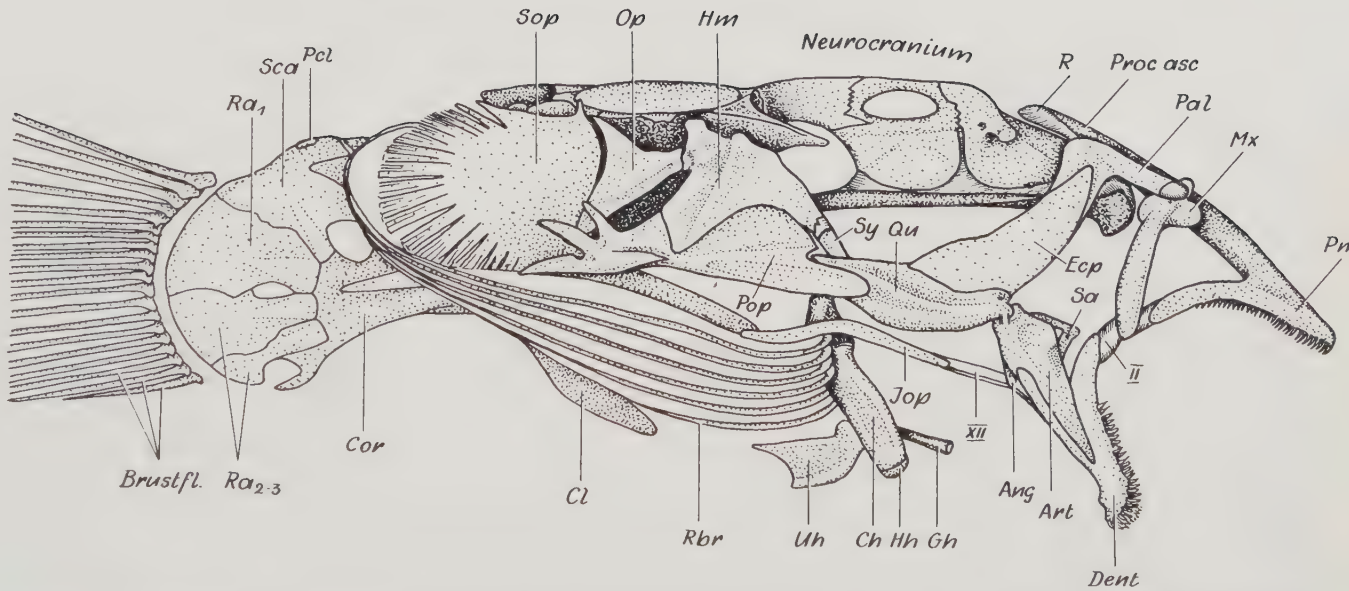

Abb. 24. *Callionymus lyra* L.: Syncranium mit dem Schultergürtel; Ansicht von der rechten Seite. Kiefer geöffnet, Maxillarapparat maximal entfaltet (vgl. Abb. 25).

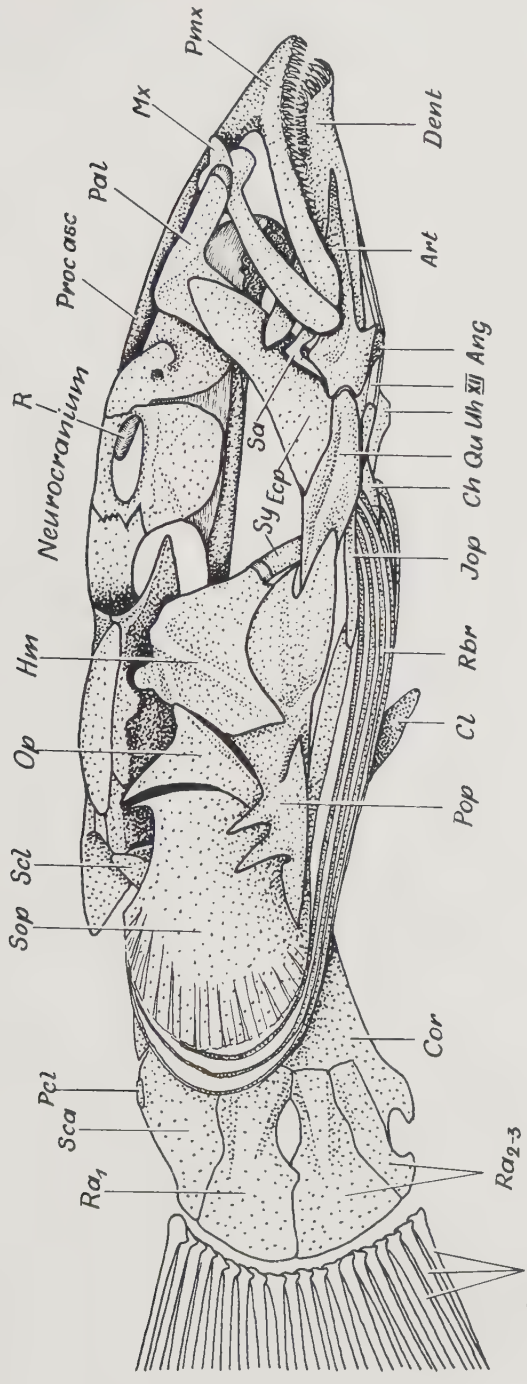

Abb. 25. *Callionymus lyra L.*: Syncranium mit dem Schultergürtel; Ansicht von der rechten Seite. Kiefer geschlossen, Maxillarapparat zusammengefaltet (vgl. Abb. 24).

auf der Dorsalseite des Mesethmoids zwischen den Augen hinein. Kaudad verjüngt sich der Processus ascendens und läuft in eine Spitze aus. Seine Längsachse ist in der Mitte nach dorsad sichelförmig etwas durchgebogen.

Bei *Callionymus lyra* L. bildet der Processus ascendens des Praemaxillare mit dem im Mundrand gelegenen lateralen Teil des Praemaxillare ein einheitliches Knochenelement. Die ventrale Fläche des Praemaxillare ist mit kleinen Zähnen dicht besetzt. Nur das laterale Ende bleibt unbezahnt.

Ein flacher, ovaler Rostralknorpel (Abb. 24, 25, 27, 32: R) liegt den kaudalen Spitzen der beiderseitigen Processus ascendentes der Praemaxillaria von der Ventralseite an. Er überragt sie kaudal

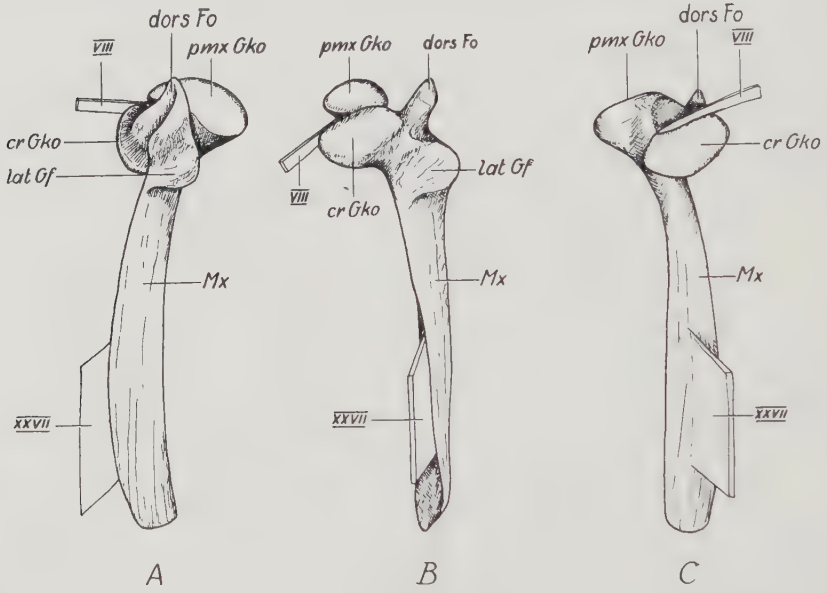

Abb. 26. *Callionymus lyra* L.: Rechtsseitiges Maxillare. A: Ansicht von lateral; B: Ansicht von kaudal; C: Ansicht von medial.

und ist mit ihnen unbeweglich verwachsen. Der Rostralknorpel bildet das kaudale Ende der Processus ascendentes. Die Praemaxillaria beider Seiten sind in der Medianebene mit Bindegewebe aneinander befestigt.

Den Praemaxillaria und Maxillaria ist auf der Dorsalseite ein mehrschichtiger Bandkomplex aufgelagert (Abb. 28: IV, V, IX, X). Er bildet ein festes Dach über den Processus ascendentes der Prae-

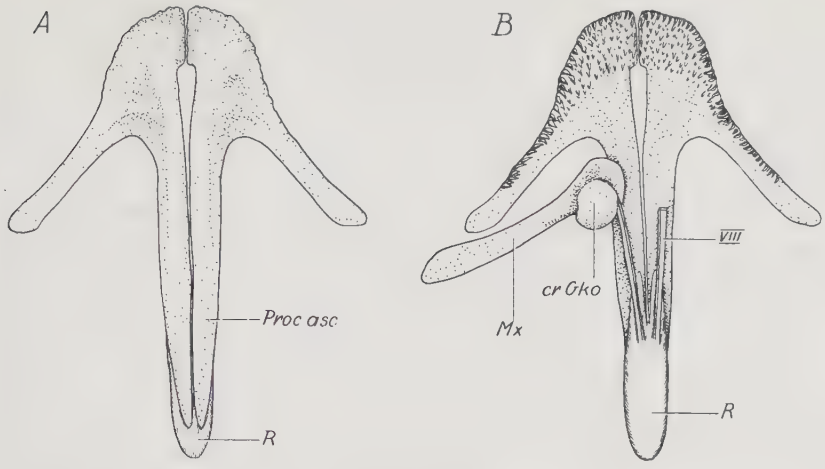

Abb. 27. *Callionymus lyra* L.: Praemaxillaria. A: Dorsalansicht. B: Ventralansicht. Das rechtsseitige Maxillare mit dem Ligamentum maxillo-praemaxillare eingezeichnet.

maxillaria und hält sie eng an die Ethmoidalregion des Schädels gedrückt, ohne sie jedoch in ihrer Rostro-Kaudad-Bewegung zu behindern. Die oberste, am weitesten dorsal gelegene Schicht besteht aus dem schon vorher erwähnten Bindegewebe zwischen den Dorsalkanten der Lacrymalia. Es bildet rostral das Schnauzendach (Abb. 28: Sch).

Weiter ventral folgt eine Sehnenplatte (Abb. 28: X). Sie entspringt als Band auf jeder Körperseite an der Dorsalkante der Lacrymalia, rostral vom Lateralethmoidalgelenk. Die Bänder jeder Seite vereinigen sich median zu der Sehnenplatte. Sie zieht rostralwärts und setzt auf jeder Körperseite am dorsalen Fortsatz der Maxillaria an.

Ventral ist eine weitere Sehnenplatte ausgebildet (Abb. 28: IX). Sie ist mit der vorigen Platte nicht verwachsen. Sie entspringt als breites Band auf jeder Seite an der Dorsalkante der Palatina (Pal), verläuft rostrad gerichtet über den Processus ascendentes der Praemaxillaria und setzt auf jeder Seite an den Zwischengelenkscheiben zwischen Maxillare und Praemaxillare (Gkn) an.

Ein weiteres Band (Abb. 28: IV) entspringt auf jeder Körperseite auf der Dorsalfläche des Lateralethmoides. Die Bänder laufen auf jeder Seite rostrad zum dorsalen Fortsatz des Maxillare ihrer Seite. Sie ziehen dabei ventral unter den bandförmigen, an Palatinum und Lacrymale jeder Seite ansetzenden lateralen Teilen der beiden

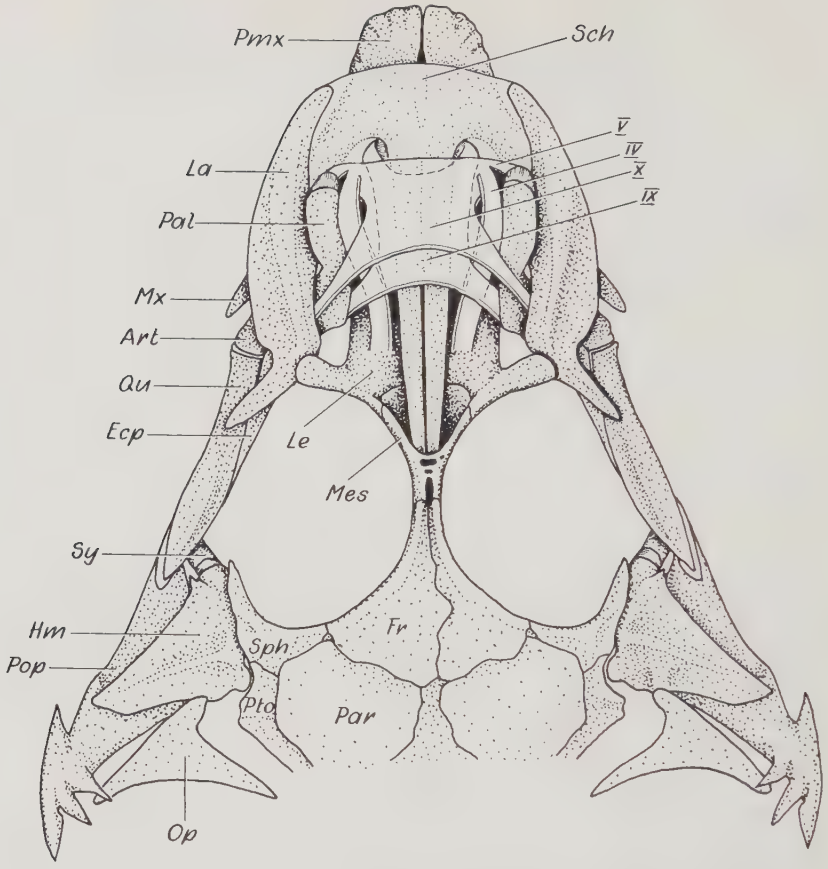

Abb. 28. *Callionymus lyra* L. Neurocranium mit dem Suspensorium und Maxillarapparat (zusammengefaltet). Nasalia entfernt. Ansicht von dorsal. Knochen- und Bänderpräparat.

vorerwähnten Sehnenplatten hindurch. Das Band entspricht dem Ligamentum mesethmomaxillare von *Ammodytes tobianus* L.

Ein kurzes Ligamentum palato-maxillare (Abb. 28: V) verbindet auf jeder Seite die rostrale Spitze des Palatinums mit dem rostralen Fortsatz des Maxillare.

Maxillare und Praemaxillare sind nur an zwei Stellen durch Bänder verbunden. Je ein dünnes Band läuft auf jeder Körperseite von der Ventralseite des Rostralknorpels an der Ventralfläche des Processus ascendens des Praemaxillare entlang rostrad zum Maxillare (Abb. 26, 27: VIII). Die Ansatzstelle am Maxillare liegt in der Vertiefung zwischen cranialem und praemaxillarem Gelenkkopf des

Maxillare. Es soll Ligamentum maxillo-praemaxillare genannt werden. Die zweite Verbindungsstelle von Maxillare und Praemaxillare liegt an ihren lateralen, craniodistalen Enden. Hier sind sie durch knorpeliges Bindegewebe dicht aneinander fixiert.

Oberkiefer und Unterkiefer sind im Mundwinkel miteinander verbunden. Ein knorpeliges, kompaktes Gewebe zieht vom lateralen, craniodistalen Ende des Maxillare an den Coronoidfortsatz des Unterkiefers und befestigt beide Teile dicht aneinander (Abb. 24, 32, 34: II). Das Gewebe ist einem Ligamentum maxillo-mandibulare mediale homolog und soll im folgenden so bezeichnet werden. Ein Ligamentum primordiale ist nicht ausgebildet.

Der Unterkiefer von *Callionymus lyra* L. ist am Dentale (Abb. 24, 25: Dent) im rostralen Teil mit kleinen spitzen Zähnen besetzt. Auffallend ist das stark entwickelte Sesamarticulare (Abb. 24, 25: Sa), das an der medialen Seite des Articulare (Abb. 24, 25: Art) befestigt ist. Es überragt das Articulare an seiner dorsalen Kante beträchtlich und wird dadurch von lateral sichtbar.

Das Quadrato-Mandibulargelenk ist wie bei den meisten Teleostiern ein Sattelgelenk. Das Quadratum (Abb. 24, 25, 28, 29, 34: Q) bildet den „Reiter". Die Gelenkfläche hat die Gestalt einer horizontal quer zur Körperlängsachse gelegenen Garnrolle. Um sie herum läuft die sattelförmige Gelenkfläche des Articulare (Abb. 24, 25, 28, 34: Art). Lateral und medial werden beide Gelenkflächen durch je ein Band aneinander gehalten.

Eine partielle Zwangsläufigkeit des Gelenkes (Petersen 1914) besteht bei *Callionymus lyra* L. nicht: Dem Unterkiefer fehlt ein größerer, kaudal vom Gelenk gelegener Fortsatz. Die vorhandene kleine kaudale Ecke fügt sich bei der Absenkung des Unterkiefers dorsad in eine in die Ventralfläche des Quadratums eingetiefte Grube. Für die Absenkung des Unterkiefers ist daher eine Ausschwenkung des Suspensoriums nicht erforderlich.

Die Bedeutung, die diese Bauweise für die Funktion des gesamten Suspensorialapparates erlangt hat, soll im Zusammenhang mit der Besprechung der Suspensorien und deren Leistung besprochen werden.

Die rostralen Spitzen der Unterkieferäste sind durch eine Symphyse miteinander verbunden. Sie erscheint sehr fest und gestattet offenbar nur eine geringe Beweglichkeit. Eine deutliche Achse ließ sich nicht erkennen.

Der Mundrand wird von einer weichen Lippe gebildet (Abb. 32, 33, 34: Md). Sie überragt die Lateralkanten der Praemaxillaria und der Unterkiefer und schließt die Mundwinkel lateral ab. Nur an der Spitze des Unterkiefers greift das Zahnpolster bis an die Kante der Lippe vor.

Das Suspensorium von *Callionymus lyra* L. zeigt einen äußerst eigentümlichen Bau (Abb. 29); denn hier besteht eine Beweglichkeit innerhalb des Suspensoriums. Die Gelenkung liegt im Kieferstiel. Hyomandibulare, Symplecticum und Praeoperculum bilden die eine, in sich starre Hälfte; die andere Hälfte wird vom Quadratum, dem Ectopterygoid und dem Palatinum gebildet. Beide Teile sind durch Bindegewebe beweglich aneinander befestigt.

Durch die Lage der Suspensorien am Schädel wird die große Breite des Kopfes bedingt. Sie richten sich schon bei geschlossenem Maule mehr laterad als ventrad. Die Ausschwenkung der Suspensorien bedeutet daher eine kräftige Dorsadbewegung ihrer lateralen Kanten.

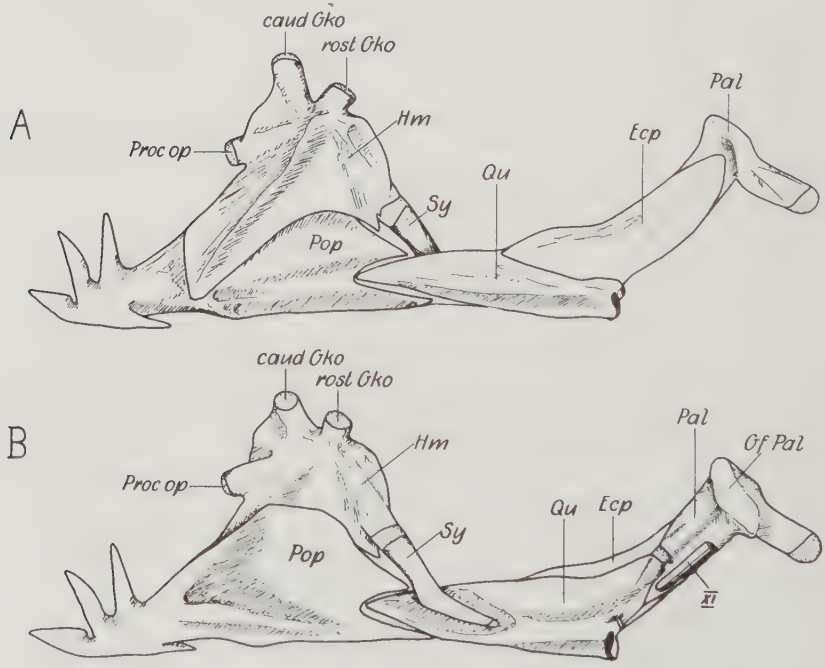

Abb. 29. *Callionymus lyra* L.: Rechtsseitiges Suspensorium. A: Ansicht von lateral. B: Ansicht von medial.

Das Hyomandibulare (Abb. 24, 25, 28, 29, 33: Hm) besitzt zwei getrennte, kräftige Gelenkköpfe für die Artikulation mit dem Neurocranium (Abb. 29: caud Gko, rost Gko). Mit einem ventrolaterad gerichteten Fortsatz greift es weit auf die Lateralfläche des Praeoperculums über (S t a r k s 1923), eine höchst sonderbare Bildung, die wohl der Versteifung der Verbindung beider Knochen dient. Im allgemeinen bei Teleostiern greift das Praeoperculum lateral auf das Hyomandibulare über. Analog einer Crista des Praeoperculums ist auch der Fortsatz des Hyomandibulare durch eine Längsleiste lateral verstärkt.

Das Praeoperculum (Abb. 24, 25, 28, 29, 33, 34: Pop) ist latero-kaudal in vier scharfe Zacken ausgezogen, von denen sich die eine rostrad, die anderen drei kaudad und kaudo-dorsad richten. Diese Dornen scheinen mit ihren Spitzen die Körperhaut zu durchbrechen. Die rostro-ventrale Spitze des Praeoperculums ist kaudad tief eingekerbt. Die Kerbe verlängert sich kaudad in eine spitz zulaufende Höhle, die im Innern des Praeoperculums gelegen ist. Sie endet unter dem lateralen Fortsatz des Hyomandibulare. In die Kerbe ist die kaudale Spitze des Quadratums beweglich eingefügt (Abb. 24, 25, 28, 29: Q). Bindegewebe heftet beide Teile locker aneinander.

Das Symplecticum ist ein runder Knochenstab (Abb. 24, 25, 28, 29: Sy). Mit dem Hyomandibulare fest verwachsen, ist es am Quadratum beweglich mit Bindegewebe angeheftet.

Das Quadratum bildet mit Ectopterygoid und Palatinum den rostralen, gleichfalls in sich stabilen Teil des Suspensoriums.

Das Quadratum (Abb. 24, 25, 28, 29, 34: Q) läuft kaudad in die schon erwähnte Spitze aus, die dem Praeoperculum beweglich eingeschaftet ist. Auch seine bewegliche Verbindung zum Symplecticum wurde schon beschrieben. Rostral vom Quadrato-Mandibulargelenk richtet sich das Quadratum dorso-rostrad und ist mit dem Palatinum verwachsen (Abb. 24, 25, 28, 29: Pal). Der Verwachsungsstelle liegt das kräftige Ectopterygoid (Abb. 24, 25, 28, 29: Ecp) lateral auf. Es bedeckt Quadratum und Palatinum zum Teil. Das Palatinum selbst hat einen Processus maxillaris (H o f e r 1945) ausgebildet, der rechtwinklig von der Längsachse des Knochens abgewinkelt ist und sich rostro-ventrad richtet. Er tritt an die Außenfläche des Maxillare heran. An der medialen Seite des Palatinums ist eine Gleitfläche für die Artikulation mit dem Schädel ausgebildet

(Abb. 29: Gf Pal). Sie liegt dem von Knochen unbedeckten ethmoidalen Knorpel des Schädels an.

Ein langes, kräftiges Band verbindet die mediale Fläche des Palatinums mit der Ventralfläche des Vomers (Abb. 29: XI).

Eine doppelte Gelenkung des Palatinums mit dem Schädel (H o f e r 1945) ist bei *Callionymus lyra* L. aufgegeben. Die beschriebene Gleitfläche entspricht dem rostralen Gelenk (Articulatio rostro-palatina). Zu den Lateralethmoiden besteht nur noch eine sehnige Verbindung.

Metapterygoid und Entopterygoid fehlen bei *Callionymus lyra* L. Ihr Verlust wird aus funktionellen Zusammenhängen heraus verständlich. Beide Knochen bilden bei den übrigen Teleostiern, soweit sie solche besitzen, eine dorsale Versteifung des Suspensoriums. Bei *Callionymus lyra* L. würde eine derartige Versteifung aber der hier vorliegenden Beweglichkeit innerhalb des Kieferstieles nur hinderlich sein.

Das Operculum (Abb. 24, 25, 28, 32, 33: Op) gelenkt am Processus opercularis (Abb. 29: Procop) des Hyomandibulare. Es ist schmal und sichelförmig. Die Funktion des Kiemendeckels hat völlig das Suboperculum übernommen (Abb. 24, 25, 32, 33: Sop). Es ist flächig entwickelt und am kaudalen Rande in dünne Lamellen ausgefranst. Ventro-rostral entsendet es einen langen, rostrad gerichteten Fortsatz unter den Dornen des Praeoperculums hinweg. An seiner rostralen Spitze befestigt sich das dünne, stabförmige Interoperculum (Abb. 24, 25, 32, 34: Iop) mit Bindegewebe. Das Interoperculum verläuft rostrad-mediad. In seiner Mitte tritt es medial mit dem Epihyale durch ein kurzes festes Ligament in Verbindung. Seine rostrale Spitze setzt sich in dem Ligamentum mandibulo-interoperculare (Abb. 24, 32, 34: XII) fort, welches sich am Angulare des Unterkiefers (Abb. 24, 25: Ang) befestigt. Weitere Sehnenfasern verlaufen von hier rostrad bis an die ventrale Kante des Dentale.

G r e g o r y (1933) bildet das Syncranium eines *Callionymus* von dorsal und lateral ab. Ob es sich dabei wirklich um die von ihm bezeichnete Art *C. lyra* handelte, muß offen bleiben, denn seine Darstellungen weichen in verschiedenen Punkten wesentlich von den hier gegebenen ab. Ein von ihm als So (Suborbitale) bezeichneter Knochen, der auf seinen beiden Ansichten zu sehen ist, fehlt den von mir untersuchten Exemplaren. In gleicher Weise scheint seine Deutung eines Symplecticums mit dem von mir bezeichneten Symplecticum nicht übereinzustimmen. Drittens ist die relative Größe der einzelnen Knochenelemente untereinander eine andere als bei den von mir untersuchten Exemplaren von *Callionymus lyra* L.

c) Die Hyalelemente (2. Kieferbogen) und das Zungenbein

Die Hyalia bilden eine kräftig entwickelte Knochenspange. Das Stylhyale setzt cranioproximal mit einem kugelförmigen Gelenkkopf an die Innenseite des Suspensoriums an der Verbindungsstelle von Hyomandibulare und Symplecticum an. Craniodistal gelenkt es ebenfalls mit einem Gelenkkopf am Epihyale (Abb. 31, 36: Eph). Epihyale, Ceratohyale (Abb. 24, 25, 31, 36: Ch) und die beiden Hypohyalia (Abb. 24, 31, 36: Hh_{1-2}) sind fest miteinander verwachsen und bilden die Hyalspange. Das Epihyale ist lateral mit dem Interoperculum durch ein kurzes Ligament verbunden. Beide Knochen berühren sich und haben an dieser Stelle eine flache Gelenkfläche ausgebildet.

In der Medianebene stoßen die Hypohyalia beider Körperseiten gegeneinander. Kaudal sind sie durch ein Ligament verbunden, das dorsal über die Copula communis hinwegzieht (Abb. 31: XV). Rostral besteht gleichfalls eine sehnige Verbindung zwischen den Hypohyalia beider Seiten und der $Copula_1$ (Abb. 31: XVI).

Die Längsachsen der Hyalspangen beider Seiten verlaufen mehr laterad als kaudad. Das starke Divergieren ihrer kaudalen Enden hängt mit der außergewöhnlichen Breite des Kopfes zusammen.

An Ceratohyale und Epihyale setzen die sechs Branchiostegalstrahlen an (Abb. 24, 25, 34: Rbr). Eigenartigerweise befestigen sich die beiden am weitesten craniodistal gelegenen Strahlen an der medialen Fläche des Ceratohyale, die weiter cranioproximal gelegenen aber regulär auf der Lateralseite der Hyalia. In gleicher Richtung nimmt die Länge der einzelnen Strahlen zu. Die am weitesten cranioproximal gelegenen laufen, fadenförmig dünn, um die kaudale Kante des Suboperculums mediad-dorsad herum. Die Branchiostegalstrahlen bilden eine äußerst geräumige branchiostegale Atmungskammer.

Als Zungenbein (copula communis) wird auch hier wieder die Folge der in der Medianlinie hintereinander gelegenen, in der Verticalen gegeneinander beweglichen Copulae mit dem Glossohyale verstanden (Abb. 31, 36, 37: Gh Cop_{1-4}).

d) Die Kiemenbögen

Der Kiemenkorb von *Callionymus lyra* L. erscheint rostrokaudad stark gestaucht. Im dorsalen Teil übertrifft die Breite beträchtlich die Längenausdehnung (Abb. 30). Das Verhältnis von

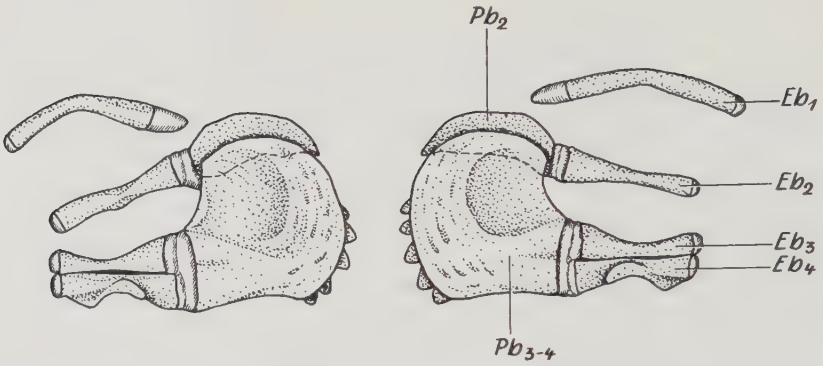

Abb. 30. *Callionymus lyra* L.: Dorsalansicht des Kiemenkorbes.

Breite zu Länge beträgt etwa 3 : 1. Im ventralen Bereich ist das Verhältnis von Breite zu Länge etwa 1,5 : 1 (Abb. 31). Die Längsachsen der Kiemenbögen verlaufen, ähnlich wie die der Hyalspangen, mehr laterad als kaudad gerichtet. Besonders die Epibranchialia liegen fast im rechten Winkel zur Körperlängsachse. Der Kiemenkorb hat keine direkte Befestigung mehr am Schädel.

Die Hypobranchialia 1—3 sind miteinander durch ein Ligament verbunden (Abb. 31, 36: XVII). Ein weiteres kurzes Band läuft auf jeder Körperseite von der ventro-medialen Ecke des Hypobranchiale 2 an die Ventralfläche der Copula 2 (Abb. 31: XVIII).

Die Ceratobranchialia 1—3 sind mit den Hypobranchialia durch Scharniergelenke verbunden. Die Gelenkachsen verlaufen quer zur Längsachse der Bögen horizontal. Die Ceratobranchialia 4 und 5 sind an der Copula 4 mit Bindegewebe beweglich befestigt. Das Ceratobranchiale 5 hat dreieckige Gestalt. Auf seiner Dorsalseite stehen eine Anzahl kräftiger, stumpfer Zähne dicht beieinander (Abb. 31, 35, 36, 37: Cb 1—5). Untereinander sind die Ceratobranchialia 1—5 an ihren medialen Enden durch Sehnen verbunden (Abb. 36: XXIX). Epibranchiale und Ceratobranchialia sind aneinander in Syndesmosen beweglich.

Die Epibranchialia (Abb. 30, 35, 37: Eb_{1-4}) sind dünne, stabförmige Knochen, die in die Decke der Mundhöhle eingebettet sind. Zusammen mit den Pharyngobranchialia (Abb. 30, 35: Pb_{2-4}) liegen sie flach der ventralen Fläche des Neurocraniums an.

Das Pharyngobranchiale 1 fehlt; das Pharyngobranchiale 2 hat sichelförmige Gestalt und ist kaudal fest mit einer derben Knochen-

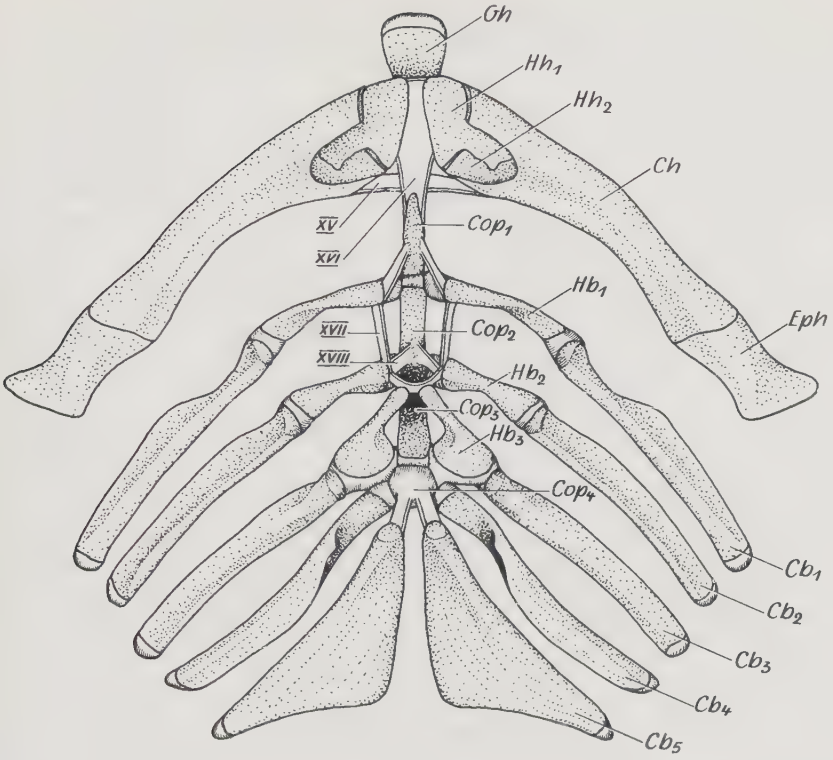

Abb. 31. *Callionymus lyra* L.: Ventralansicht des Kiemenkorbes und der Hyalbögen mit der Copula communis.

platte verwachsen. Die Platte besteht aus den miteinander verschmolzenen Pharyngobranchialia 3 und 4 (Abb. 30, 35: Pb_2 und Pb_{3+4}). Auf diese Weise entsteht auf jeder Körperseite eine einheitliche Kauplatte. Auf ihrer Ventralseite stehen stumpfe Zähne. Die Kauplatten bilden mit den gleichfalls bezahnten fünften Ceratobranchialia eine Zange, mit der auch hartschalige Beutetiere zermalmt werden können.

Das Epibranchiale 1 tritt medial dicht bis an die Kauplatte heran. Epibranchiale 2 befestigt sich knorpelig am Pharyngobranchiale 2. Epibranchialia 3 und 4, ihrer ganzen Länge nach miteinander verwachsen, sind gleichfalls gelenkig mit Knorpelsäumen an den verschmolzenen Pharyngobranchialia 3 + 4 befestigt. Das Epibranchiale 4 besitzt in der Mitte seiner Länge einen kurzen dorsalen Fortsatz.

Branchiospinen fehlen *Callionymus lyra* L. An ihrer Stelle sind nur ganz kurze, häutige Fortsätze vorhanden, ohne Knocheneinlage, die alternierend von beiden Seiten die Kiemenspalten locker verzahnen.

Die Kiemenblättchen besitzen keine knöchernen Versteifungen.

e) Der Schultergürtel

Der Schultergürtel von *Callionymus lyra* L. ist auf Abb. 37 dargestellt. Er wurde schon von Regan (1913) und eingehend später von Starks (1923, 1930) beschrieben. Starks (1930) bildet den Schultergürtel von *Callionymus valenciennesi* ab. Auf die unterschiedliche Auffassung der Benennung der rostralen Teile des Schultergürtels ist schon bei der Beschreibung des Schädels hingewiesen worden; abweichend von den genannten Autoren wurden 2 hintereinander gelegene Postcleithralia gefunden.

Der gesamte Schultergürtel ist mit Ausnahme des Posttemporale gegen den Schädel beweglich. Das Verbindungsstück bildet das Supracleithrum. Mit dem Schultergürtel treten die Beckenknochen in Verbindung.

2. Die Muskulatur

Die Muskulatur der Kiefer- und Kiemenbögen von *Callionymus lyra* L. ist von Dietz (1914/1921) teilweise beschrieben und abgebildet worden. Er vergleicht sie mit der Muskulatur der Uranoscopidae, Blenniidae, Pholididae und Zoarcidae, die er mit den Callionymidae zur Abteilung Jugulares zusammenfaßte.

Über den Adductor des Unterkiefers und den Levator des Suspensoriums finden sich bei Souché (1932), über den M. protractor hyoidei bei Holmquist (1911) einzelne Angaben und Abbildungen.

Für das Verständnis der Leistungen des Viscerocranialapparates erwies es sich jedoch als notwendig, im folgenden nochmals eine genaue Darstellung der gesamten Muskulatur des Kopfes im Zusammenhang zu geben. Es wurden hierfür neue Abbildungen angefertigt. Auf einzelne Abweichungen in der Auffassung soll im Text eingegangen werden.

Die Anordnung der Reihenfolge und die Nomenklatur der Muskeln folgt wiederum der Arbeit von Lubosch (1938).

a) Die Muskulatur des 1. Kieferbogens

Dorsaler Teil der dorso-ventralen Constrictor-Muskulatur (C_{1d}).

Der Musculus levator arcus palatini (Abb. 32, 33: *1*) entspringt am rostralen Fortsatz des Sphenoticums. Von hier strahlt er fächerförmig auf die Lateralfläche des Suspensoriums aus. Er inseriert auf dem Hyomandibulare und dem dorsalen Teil des Prae-

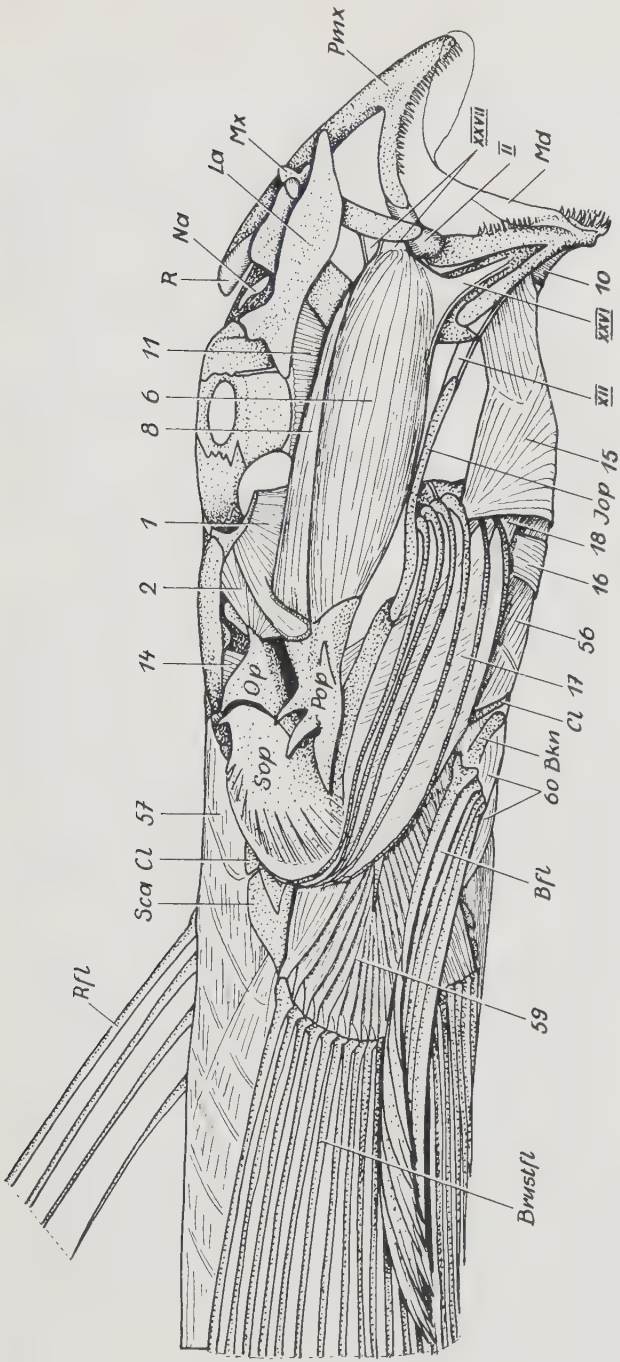

Abb. 32. *Callionymus lyra* L.: Kopf- und vorderer Rumpfabschnitt von der rechten Seite. Körperdecke und Augen entfernt. Maul geöffnet, Maxillarapparat entfaltet.

operculums. Seine Funktion besteht in einer Ausschwenkung des Suspensoriums.

Kaudal schließt sich der Musculus dilatator operculi an (Abb. 32, 33: *2*). Äußerlich ist er in zwei Abteilungen unterschieden, die aber miteinander verwachsen sind. Die eine Portion entspringt an der lateralen Kante des Pteroticums, die andere auf der kaudalen Fläche des Hyomandibularfortsatzes, der sich auf das Praeoperculum auflegt. Beide Portionen inserieren gemeinsam am Operculum an einer latero-dorsal vom Hyomandibulo-Operculargelenk vorspringenden Kante. Der Muskel hebt den Kiemendeckel dorsolaterad an.

Am Musculus adductor mandibulae lassen sich mehrere Abteilungen voneinander unterscheiden (Abb. 32, 33, 34: *6*, *7*, *8*). Sie liegen teils der Lateralfläche des Suspensoriums auf, werden aber auch teilweise durch das große Auge laterad über dessen Rand hinausgedrängt.

Die am weitesten lateral gelegene Portion (Abb. 32, 33, 34: *6*) entspringt vom rostralen Teil der lateralen Kante des Praeoperculums. Sie inseriert mit kurzer, kräftiger Sehne an der kaudalen Kante des craniodistalen Endes des Maxillare (Abb. 26, 32, 33, 34: XXVII). Von der Oberfläche der Muskelportion, die weit lateral vom Quadrato-Mandibulargelenk verläuft, zieht auch Bindegewebe an die laterale Fläche des Unterkiefers und befestigt sich außen am Articulare (Abb. 32, 34: XXVI); eine Sonderbildung, die auf die breite, dorsoventral abgeflachte Gestalt des Kopfes zurückzuführen ist. Die Portion wurde von Dietz A_1 und von Souché A_{s1} bezeichnet.

Medial von der ersten Portion des Muskels liegt eine zweite große Portion (Abb. 32, 33: *8*). Sie entspringt von der lateralen Fläche des rostralen Teiles des Praeoperculums und des Hyomandibulare und vom Quadratum. Sie zieht rostrad und verläuft dabei auf der Lateralseite des M. levator arcus palatini. Ein weiterer Teil dieser Portion, der an der rostralen Kante des Hyomandibulare und des Symplecticums entspringt, zieht an der Medialseite des M. levator arcus palatini rostrad und vereinigt sich mit dem vorhergehenden Teil. Die zu einem Bündel verschmolzene Muskelportion inseriert am Sesamarticulare teils mit einer Sehne, teils direkt mit Muskelfasern. Außerdem befestigen sich ihre Fasern an der knorpeligen Bindegewebsmasse, die den Coronoidfortsatz des Unterkiefers mit

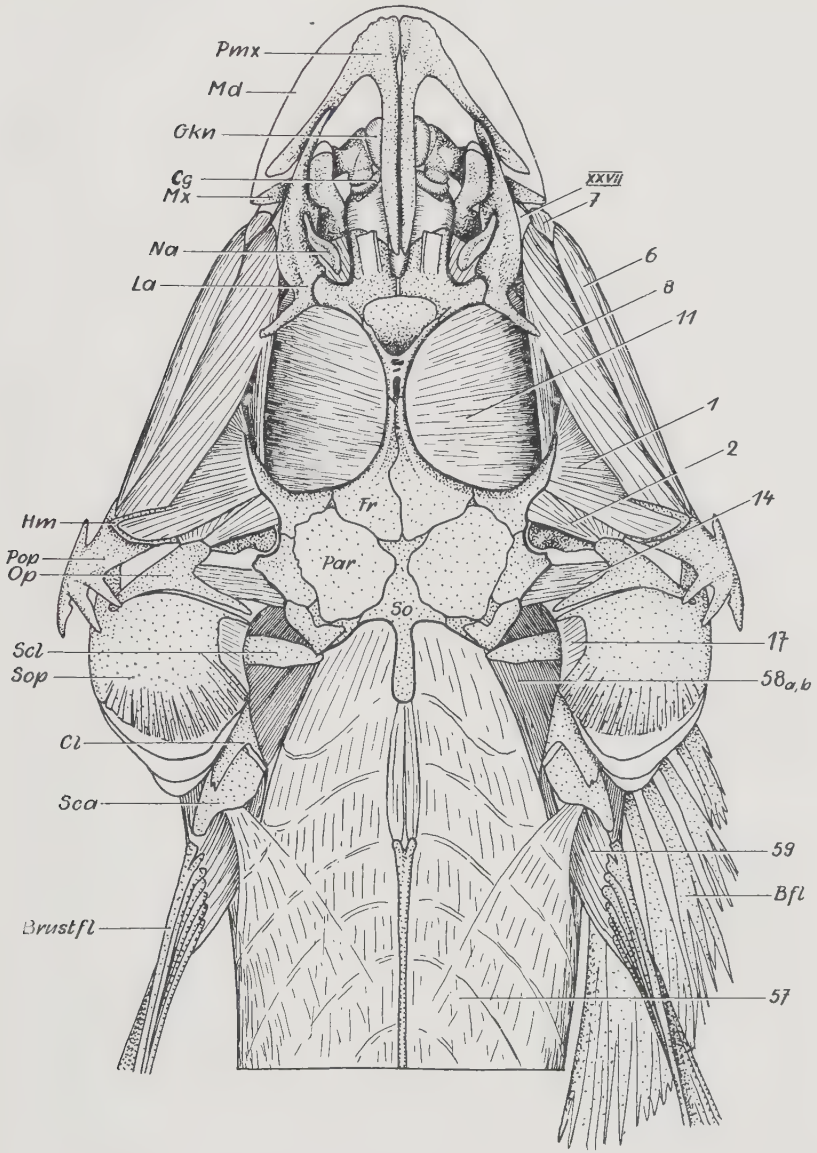

Abb. 33. *Callionymus lyra* L.: Kopf- und vorderer Rumpfabschnitt von oben; Körperdecke und Augen entfernt. Maul geöffnet, Maxillarapparat entfaltet. Linksseitige Bauchflosse entfernt.

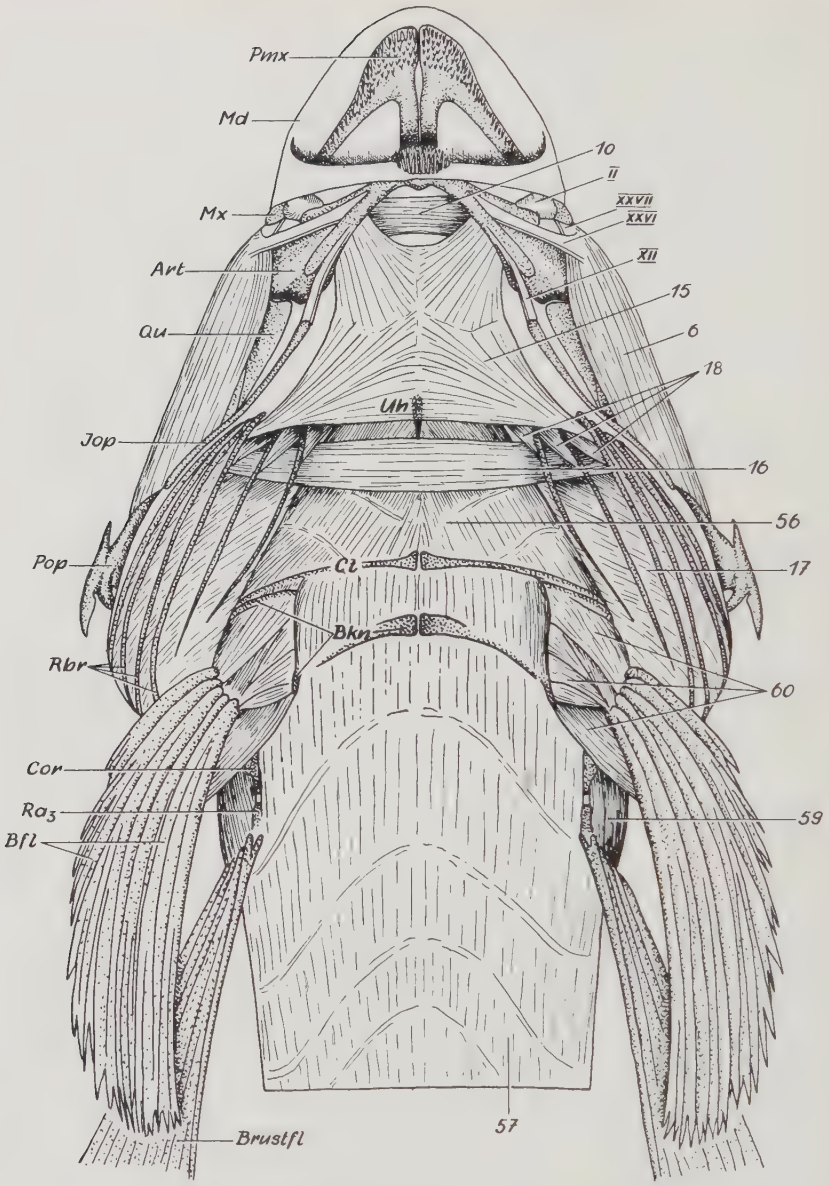

Abb. 34. *Callionymus lyra* L.: Kopf- und vorderer Rumpfabschnitt von unten; Körperdecke entfernt. Maul geöffnet, Maxillarapparat entfaltet.

dem craniodistalen Ende des Maxillare verbindet. (Ligamentum maxillo-mandibulare mediale: Abb. 24, 32, 34: II). Die Portion des Muskels wurde von Dietz $A_3 + A_3$, von Souché A_{s2} genannt.

Eine dritte, kleinere, rostrale Portion liegt zwischen den rostralen Teilen der beiden vorher beschriebenen Teile des Adductors keilförmig eingeschoben (Abb. 33: 7). Sie entspringt von der ventrolateralen Kante des Quadratums, rostral bis dicht an das Unterkiefergelenk heran und inseriert teils am Ligamentum maxillomandibulare mediale (II), teils gemeinsam mit der lateralen Portion des Adductors am Maxillare. Dietz nannte diese Portion A_2.

Die intramandibuläre Portion des Musculus adductor mandibulae (Dietz: $A\omega$) ist relativ schwach entwickelt. Sie liegt an der Medialseite des Unterkiefers dem Dentale und dem Meckelschen Knorpel an und inseriert mit kurzer, breiter Sehne dorso-rostral vom Unterkiefergelenk an der Kante des Quadratums. Mit den übrigen Portionen des M. adductor mandibulae tritt sie nicht mehr in Verbindung.

Der M. adductor mandibulae hebt den Unterkiefer an. Zugleich zieht er den Mundwinkel mit dem craniodistalen Teil des Maxillare kaudad und führt dadurch die Praemaxillaria zurück. Wie schon für *Ammodytes* beschrieben, bewirkt außerdem die Anhebung der Mandibel über das Ligamentum mandibulo-interoperculare und das Interoperculum eine Rückführung des Kiemendeckels und des Hyalbogens.

Ventraler Teil der dorso-ventralen Constrictor-Muskulatur (C_{1v}).

Der Musculus intermandibularis (Abb. 32, 34: *10*) ist eine dünne Muskellamelle, die sich im rostralen Teil des Unterkiefers zwischen den Dentalia ausspannt. Er reicht nicht ganz bis in die Spitze des Unterkiefers vor. Er nähert die Unterkieferäste einander an.

b) Die Muskulatur des 2. Kieferbogens

Dorsaler Teil des M. Constrictor des 2. Kieferbogens (C_{2d}).

Der Musculus adductor arcus palatini ist besonders in seinem rostralen Teil kräftig entwickelt. Kaudal ist er vom Musculus adductor hyomandibularis durch einen breiten Spalt getrennt. Zwischen beiden Muskeln treten die Musculi levatores arcuum branchialium interni et externi hindurch.

Der M. adductor arcus palatini (Abb. 32, 33: *11*) entspringt vom rostralen Rand des Prooticums. Außerdem entspringt er von der lateralen Kante des Parasphenoides von dessen Fortsatz zum Alisphenoid an bis vor zum Vomer. Auch am Vomer selbst und an der Fläche des Lateralethmoides, ventral von dessen Gelenkkopf zum Lacrymale, befestigen sich Muskelfasern. Die rostrale Begrenzung stellt das Band dar, das zwischen Vomer und Palatinum verläuft (Abb. 29: XI). Die Insertion des Muskels liegt an der Rostralkante des Hyomandibulare und des Symplecticums und an der ventro-medialen Kante des Quadratums und Palatinums. Die rostralen Fasern, die zwischen Lateralethmoid und Palatinum verlaufen, sind latero-rostrad gerichtet. Der Zug des Muskels adduziert das Suspensorium. Die rostralen Fasern bewegen das Palatinum kaudad.

Der Musculus adductor hyomandibularis verläuft eng zusammen mit dem Musculus adductor operculi. Der erstere von beiden Muskeln entspringt vom kaudalen Teil der Fläche des Prooticums und vom angrenzenden Teil des Pteroticums. Der zweite entspringt von der Naht zwischen Prooticum und dem Exoccipitale und von der Rostralkante des Exoccipitale.

Beide Muskeln inserieren ebenfalls eng nebeneinander: der M. adductor hyomandibularis an der medialen Kante des Processus opercularis des Hyomandibulare, der M. adductor operculi an der medialen Seite des Gelenkfortsatzes des Operculums zum Hyomandibulare. Beide Insertionen rücken von jeder Seite unmittelbar an das Hyomandibular-Operculargelenk heran.

Der M. adductor hyomandibularis adduziert das Suspensorium. Der M. adductor operculi senkt den Kiemendeckel.

Der Musculus levator operculi (Abb. 32, 33: *14*) entspringt an der latero-kaudalen Kante des Pteroticums und dem dieser Kante aufgelagerten rostralen Zipfel des Posttemporale. Laterad gerichtet verläuft er zur dorsalen Kante des Operculums. Er zieht das Operculum mediad. In gleicher Weise wie für *Ammodytes tobianus* L. beschrieben, ist er über Suboperculum, Interoperculum und das Ligamentum mandibulo-interoperculare (XII) an der Absenkung des Unterkiefers beteiligt.

Ventraler Teil des Musculus Constrictor des 2. Kieferbogens (C_{2v}).

Der Musculus protractor hyoidei (Abb. 32, 34: *15*) bildet den muskulösen Mundboden. Die Muskelfasern beider Körperseiten

vereinigen sich in der Medianen fast auf der ganzen Länge des Muskels, so daß er in der Ventralansicht annähernd die Form eines Trapezes gewinnt. Die rostralen Fasern befestigen sich an der medialen Seite des Unterkiefers jeder Seite, ventral vom M. intermandibularis.

Der Muskel zieht die Hyalspangen bei der Schließung des Maules rostrad. Er arbeitet als Antagonist des M. sternohyoideus.

Holmquist (1911) und Dietz (1914/21) beschreiben den M. protractor hyoidei für *Callionymus lyra* L. und fügen je eine Abbildung bei. Das Exemplar, das Holmquist untersuchte, zeigt den Muskel stark degeneriert und zu einer dünnen, teilweise unzusammenhängenden Lamelle reduziert. Holmquist nahm an, daß der Gattung *Callionymus* eine Protractilität des Zungenbeinbogens fast ganz fehlt.

Bei den für die vorliegende Arbeit untersuchten Exemplaren war der Muskel kräftig und zusammenhängend entwickelt. An seiner Funktion als protractor des Zungenbeinbogens ist daher wohl nicht zu zweifeln. Für eine Beweglichkeit des Zungenbeinbogens spricht auch die Beobachtung, daß bei Tieren, die in verschiedenen Phasen der Maulöffnung fixiert wurden, der Hyalbogen jeweils eine andere Stellung einnahm. Auch die Betrachtung des lebenden Fisches zeigt besonders beim Kau- und Schluckvorgang eine Beweglichkeit der Hyalspangen.

Der Kiemendeckel und die Branchiostegalstrahlen bilden eine äußerst geräumige postbranchiale Atmungshöhle. Die Höhle ist bis auf die kleine, dorsal gelegene, spaltförmige Kiemenöffnung nach außen hin allseitig geschlossen, denn die Branchiostegalmembran ist mit der Körperwand verwachsen. Die Kiemenöffnung befindet sich medial vom Suboperculum auf der Dorsalseite des Kopfes.

Die Wandung der postbranchialen Atmungskammer ist fast vollständig von Muskulatur ausgekleidet. Sie kann bei *Callionymus lyra* L. in gleicher Weise wie bei *Ammodytes tobianus* L. in drei Gruppen unterteilt werden.

1. Der Musculus hyohyoideus dorsalis (Abb. 32, 33, 34: *17*) entspringt am Rande der Kiemenöffnung vom Suboperculum und Operculum. Ein Teil seiner Fasern zieht schräg rostro-ventrad an der Wandung der postbranchialen Atmungskammer entlang. Die Fasern liegen den Branchiostegalstrahlen nur locker von der medialen Seite an. Andere Faserbündel strahlen vom Operculum aus dorso-kaudad zum Rand der Kiemenöffnung. Sie ziehen an ihr vorbei und kreuzen die vorher beschriebenen Fasern an der Medialseite in spitzem Winkel. Auch sie verlaufen in der Wandung der Atmungskammer und kleiden ihren kaudo-medialen Teil aus. Die Fasern laufen in der kaudalen Wand ventrad und sind in der ventralen Wandung schließlich rostrad gerichtet.

Der M. hyohyoideus dorsalis endet zum Teil in der Wand der branchiostegalen Kiemenkammer, zum Teil setzt er an die Branchiostegalstrahlen und an das Ceratohyale an.

Die Kontraktion des Muskels verkleinert die postbranchiale Atmungskammer.

2. Der Musculus hyohyoideus ventralis (Abb. 32, 34: *16*) besteht aus einer transversal verlaufenden Muskellamelle. Auf jeder Körperseite befestigt sie sich an der kaudalen Kante des craniproximalen Teiles des Epihyale. Der laterale Teil des Muskels liegt auf jeder Seite zwischen dem M. hyohyoideus dorsalis und den Branchiostegalstrahlen, der mediale Teil überspannt den M. sternohyoideus ventral. Der Muskel funktioniert daher als ein interhyoideus. Seine transversale Struktur ist sekundär erworben und aus einer Kreuzung der Muskeln beider Seiten abzuleiten (D i e t z 1912, 1914/21). Bei *Ammodytes tobianus* L. kreuzen sich die Muskeln beider Seiten. Seine Kontraktion nähert die Hyalspangen einander an. M. hyohyoideus dorsalis und M. hyohyoideus ventralis sind daher beides Exspirationsmuskeln.

3. Eine dritte Gruppe kleiner Muskeln ist von den beiden vorhergehenden zu unterscheiden. Es sind Musculi tensores der Radii branchiostegi (Abb. 32, 34: *18*). Sie befinden sich an den Ansatzstellen der drei am weitesten ventro-medial gelegenen Branchiostegalstrahlen am Hyalbogen, lateral vom M. hyohyoideus ventralis. Der erste der Muskeln zieht vom Ventralrand des 1. Branchiostegalstrahls rostro-mediad zum Ceratohyale; der nächste, ebenso gerichtet, vom 2. Branchiostegalstrahl zum Ceratohyale und zum 1. Branchiostegalstrahl und der letzte vom 3. Branchiostegalstrahl zum 2. Branchiostegalstrahl.

Die Muskeln richten in der Inspirationsphase die Branchiostegalstrahlen auf.

c) Die Muskulatur der Kiemenbögen

Die Muskulatur der Kiemenbögen von *Callionymus lyra* L. ist außerordentlich kräftig und vielfältig entwickelt und zeigt einige Differenzierungen, die sie von dem Acanthopterygoiden-Typus leicht unterscheiden (D i e t z 1914/21).

Dorso-ventrale Constrictoren (C_{3-7} dv)

Echte Musculi interbranchiales sind bei *Callionymus lyra* L. nicht ausgebildet. Es finden sich jedoch drei kurze Muskeln, die die

Epi-ceratobranchialgelenke der vier ersten Kiemenbögen auf jeder Körperseite lateral miteinander verbinden (Abb. 35, 36, 37: *24, 25, 26).* D i e t z nannte sie Mm. interarcuales laterales 1—3. Sie sind wahrscheinlich aus Interbranchialmuskeln entstanden. Sie begrenzen die Kiemenspalten 1—3 lateral.

Ihre Funktion kann nur in einer Annäherung der Kiemenbögen der gleichen Körperseite bestehen. Sie verengern auf diese Weise die Kiemenspalten.

Ein kleiner Musculus interbranchialis medialis 4 (M. adductor arcuum) verläuft zwischen Epibranchiale 4 und Ceratobranchiale 4. Er spannt sich in dem Winkel aus, den beide Knochen in ihrem Gelenk miteinander bilden, und setzt an ihren medialen Kanten an.

Seine Kontraktion winkelt Epi- und Ceratobranchiale 4 gegeneinander ein.

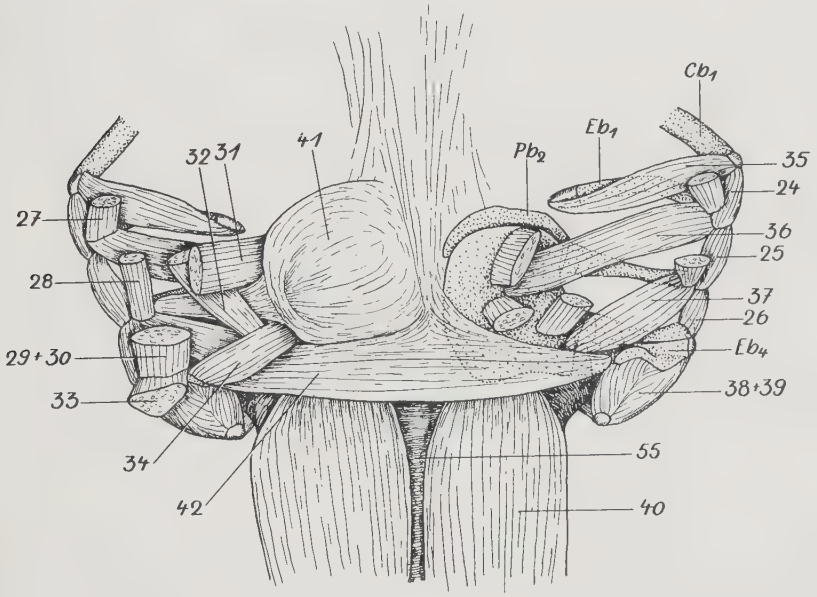

Abb. 35. *Callionymus lyra* L.: Dorsale Kiemenbogenmuskulatur mit den Kiemenbögen; Dorsalansicht. Der rechtsseitige M. levator arcus branchialis 3 + 4 (29 + 30) und der rechtsseitige M. levator arcus branchialis posterior (33) wurden ganz entfernt. Der rechtsseitige M. obliquus dorsalis (34) wurde bis auf seine Ansatzstelle am Pharyngobranchiale abgeschnitten.

System der Musculi interarcuales dorsales (C_{3-7} d).

Die Musculi levatores arcuum branchialium entspringen am Schädel und inserieren an den Kiemenbögen. Die Mm. levatores arcuum branchialium interni et externi bilden eine vordere Gruppe,

die zwischen dem M. adductor arcus palatini und dem M. adductor hyomandibularis hindurchtritt (Abb. 37: *27*, *28*, *29* + *30*, *31*, *32*). Der Musculus levator arcus branchialis posterior (Abb. 37: *33*) ist von der vorderen Gruppe abgetrennt und geht kaudal vom M. adductor hyomandibularis + M. adductor operculi vorbei zum Schädel.

Die Funktion der beschriebenen Muskeln besteht in einer Protraction und Anhebung des dorsalen Kiemenbogenbereiches. Zugleich werden die Kaustücke in der Horizontalen gedreht, so daß ihr rostraler Teil etwas nach laterad gerichtet wird. Für die Protraction sind besonders die Mm. levatores arcuum branchialium externi 1, 2, 3 + 4 und der M. levator arcus branchialis internus 3 verantwortlich. Eine Drehung der Kauplatten wird durch einen Zug der Mm. levatores arcum branchialium interni 2 beider Seiten erzielt, deren Zug dorsad-laterad-kaudad gerichtet ist. Es ist anzunehmen, daß diese Muskeln mit den übrigen Mm. levatores arcuum branchialium in gleicher Phase arbeiten und die Kaustücke daher bei der Rostradbewegung zugleich in der beschriebenen Weise laterad gedreht werden. Die Mm. levatores arcuum branchialium posteriores beider Seiten heben den kaudalen Teil des Kiemenkorbes dorsad an.

Ein Musculus obliquus dorsalis (Abb. 35: *34*) entspringt auf der dorsalen Fläche des aus Pharyngobranchiale 3 + 4 verschmolzenen Kaustückes in der Mitte. Er zieht latero-kaudad an einem dorsad gerichteten kurzen Fortsatz des Epibranchiale 4. Seine Kontraktion winkelt beide Knochen, an denen er ansetzt, etwas gegeneinander ein. Der Scheitelpunkt des Winkels richtet sich ventrad. Der Kiemenkorb wird dorsad erweitert.

Im folgenden sollen drei Muskeln beschrieben werden, die Dietz (1914/21) vorläufig als Musculi obliqui inferiores deutete (Abb. 35: *35*, *36*, *37*; Abb. 37: *35*, *36*). Es sind bandförmige Muskeln, die quer zur Körperlängsachse horizontal verlaufen und dem Dach des Kiemenkorbes auf jeder Körperseite dorsal aufliegen. Sie ziehen von dem dorsalen Kopf des Ceratobranchiale 1 (*35*) zum inneren Ende des Epibranchiale 1 bzw. (*36*, *37*) von den äußeren Enden der Epibranchialia 1 und 2 zum Pharyngobranchiale 3 + 4.

Alle drei Muskeln scheinen seriell homolog zu sein (Dietz 1914/21). Ihre Kontraktion hebt die lateralen Teile des Kiemenkorbes dorsad an und erweitert die Atmungshöhle. Zugleich ist

aber auch ein Zug kaudad auf die lateralen Enden der Epibranchialia 1 und 2 anzunehmen. Er ergänzt die Drehbewegung der Kauplatten, die sich in der Horizontalen mit den rostralen Teilen nach laterad bewegen können, und überträgt und verstärkt zugleich die Bewegung auf die lateralen Enden der Epibranchialia 1 und 2. Diese sind untereinander und mit den anderen Epibranchialia lateral durch die Mm. interarcuales laterales verbunden. Im Effekt dreht sich daher das gesamte Dach des Kiemenkorbes jeder Körperseite, bestehend aus den Pharyngobranchialia und den Epibranchialia, mit seiner rostralen Kante etwas laterad.

Ein Musculus pharyngo-arcualis I + II (Abb. 35, 36, 37: *38* + *39*) zieht von der kaudalen Kante des Epibranchiale 4 zum kaudalen Ende des Ceratobranchiale 5.

Der Musculus retractor ossium pharyngealium (Abb. 35, 37: *40*) ist gewaltig entwickelt. Er entspringt an der kaudalen Kante der Kauplatte (Pharyngobranchiale 3 + 4) und inseriert am 1. und 2. Wirbel. Er zieht das Dach des Kiemenkorbes kaudad. Sein Zug dreht die Kauplatten wieder mediad zurück. Der Muskel arbeitet als Antagonist der Mm. levatores arcuum branchialium.

2 Mm. transversi dorsales sind bei *Callionymus lyra* L. zu unterscheiden. Der Musculus transversus dorsalis anterior (Abb. 35: *41*) entspringt auf jeder Körperseite auf der Dorsalfläche des lateralen Teiles des Epibranchiale 2. Er zieht zwischen M. levator arcus branchialis internus 2 und 3 hindurch mediad und verbreitert sich dann flächig auf der Kauplatte, deren rostralem Teil er aufliegt. Ein Teil seiner Fasern richtet sich rostrad und verläuft sich in der Decke der Mundhöhle. Ein Teil nimmt Verbindung mit den Fasern der gegenüberliegenden Körperseite auf. Eine dünne Schicht von Muskelfasern zieht aber auch kreisförmig auf der Dorsalseite des Muskels herum. Diese Fasern umrunden die flächige Verbreiterung des Muskels rostral, lateral und kaudal und überkreuzen dabei den lateralen Teil des Muskels auf der Dorsalseite. (D i e t z 1914/21 nannte den Muskel M. obliquo-transversus.

Die eigenartige Anordnung der Muskelfasern gibt wiederum einen Anhalt dafür, daß sich die Pharyngealplatten in der Horizontalen etwas drehen können. Vielleicht ist der besprochene Muskel durch seine kreisförmigen Fasern gleichfalls mit an dem Zustandekommen der Bewegung beteiligt. Weiterhin hebt er bei seiner Kontraktion die lateralen Teile des Kiemenkorbes an.

Der Musculus transversus dorsalis posterior (Abb. 35: *42*) schließt sich kaudal eng an den vorigen Muskel an. Er entspringt auf jeder Körperseite an der Verbindungsstelle von Epibranchiale 4 und der Pharyngealplatte (Pharyngobranchiale 3 + 4), zum Teil auch von den angrenzenden Flächen beider Knochen. Die kaudalen Fasern haben einen durchlaufenden transversalen Verlauf. Die rostralen Fasern richten sich in der Medianen rostrad und vereinigen sich mit dem M. transversus anterior. Seine Funktion besteht in einer Anhebung der lateralen Kanten der Kauplatten und der Epibranchialia 3 + 4. Außerdem zieht er die kaudalen Kanten der Kauplatten mediad herum und unterstützt ihre Drehbewegung.

Der Musculus trapezius (Abb. 37: *43*) ist bei *Callionymus lyra* L. kräftig entwickelt, und entspringt an der lateralen Kante des Pteroticums, rostral vom M. levator arcus branchialis posterior. Er zieht kaudad-ventrad gerichtet an letzterem lateral vorbei und inseriert mit der Hauptmasse seiner Fasern am Cleithrum. Die am weitesten medial gelegenen Fasern des Muskels strahlen in die Haut zwischen Ceratobranchiale 5 und Cheithrum aus und enden in ihr. Der Muskel zieht den Schultergürtel an den Schädel heran.

System der Musculi interarcuales ventrales (C_{3-7v})

Auch die Muskulatur an der Ventralseite der Kiemenbögen von *Callionymus lyra* L. ist kräftig entwickelt und weist durch die große Breite und relative Kürze des Kiemenkorbes einige Besonderheiten auf.

Vier Musculi obliqui ventrales (Abb. 36, 37: *44*, *45*, *46*, *47*) liegen auf jeder Körperseite an der Ventralfläche der vier ersten Kiemenbögen. Alle vier Muskeln strecken die Winkel zwischen Cerato- und Hypobranchialia bzw. zwischen Ceratobranchiale 4 und der Copula communis.

Callionymus lyra L. besitzt einen breit bandförmigen Muskel zwischen dem Hyalbogen und dem ersten Kiemenbogen (Abb. 36, 37: *48*). Er befestigt sich an der rostralen Kante des Ceratobranchiale 1 lateral von der Insertion des M. obliquus ventralis 1, und zieht zum Ceratohyale vor, an dem er auf der Dorsalseite ansetzt.

Lubosch (1938) nennt einen derartigen Muskel Musculus obliquus ventralis lateralis 1. Dietz (1914/21), der den Muskel für *Callionymus* beschreibt, leitet ihn vom M. obliquus ventralis 1 ab. Er beschreibt noch einen entsprechenden kleineren und sehnigen Muskel zwischen dem 2. und 1. Ceratobranchiale. Dieser 2. Muskel konnte jedoch nicht gefunden werden. An seiner Stelle liegt nur ein Band (Abb. 36: XXIX). Gleiche Bänder finden sich auch zwischen den übrigen Ceratobranchialia und begrenzen die Kiemenspalten medial.

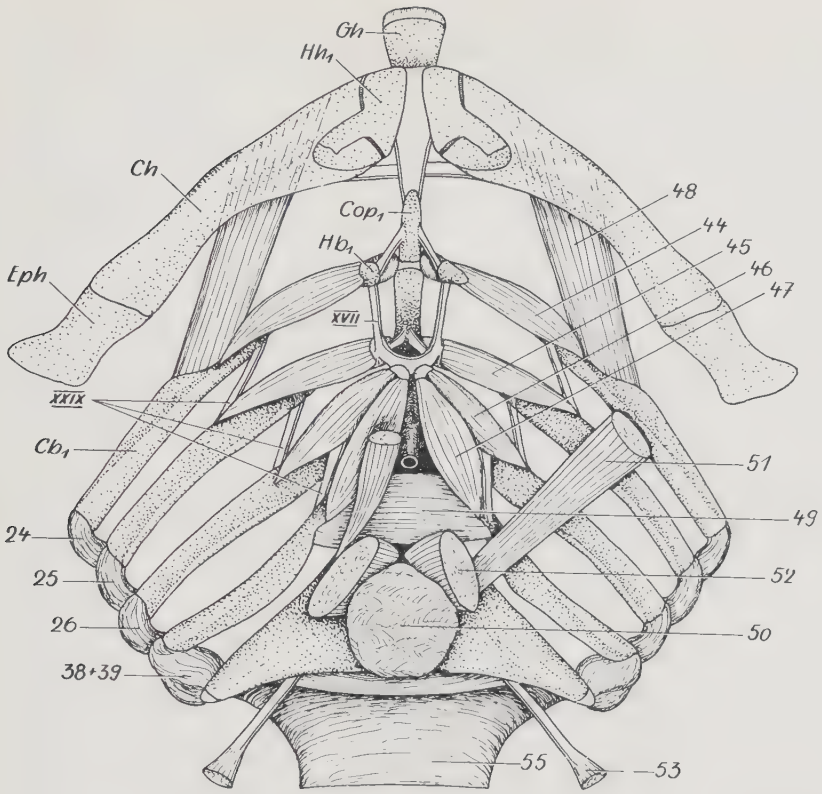

Abb. 36. *Callionymus lyra L.:* Ventrale Kiemenbogenmuskulatur mit den Kiemenbögen, den Hyalbögen und der Copula communis; Ventralansicht. Der linksseitige M. subarcualis rectus (51) wurde nach außen umgeschlagen.

Die Funktion des M. obliquus ventralis lateralis 1 besteht in einer Annäherung der Ceratobranchiala an die Hyalspange.

Zwei Mm. transversi ventrales verlaufen quer zur Körperlängsachse an der Ventralseite des Kiemenkorbes. Der Musculus transversus ventralis anterior (Abb. 36, 37: *49*) verbindet die medialen Enden der Ceratobranchialia 4 jeder Körperseite miteinander. Der Musculus transversus ventralis posterior (Abb. 36, 37: *50*) verbindet die Ceratobranchialia 5 beider Körperseiten. Er ist in zwei Portionen unterteilt. Die rostrale Portion ist sehr gedrungen und wölbt sich halbkugelförmig nach ventral vor. Die Fasern dieser Portion sind dicht ineinander verflochten und verschlungen. Die kaudale Portion befestigt sich auf jeder Seite an der kaudalen Kante des

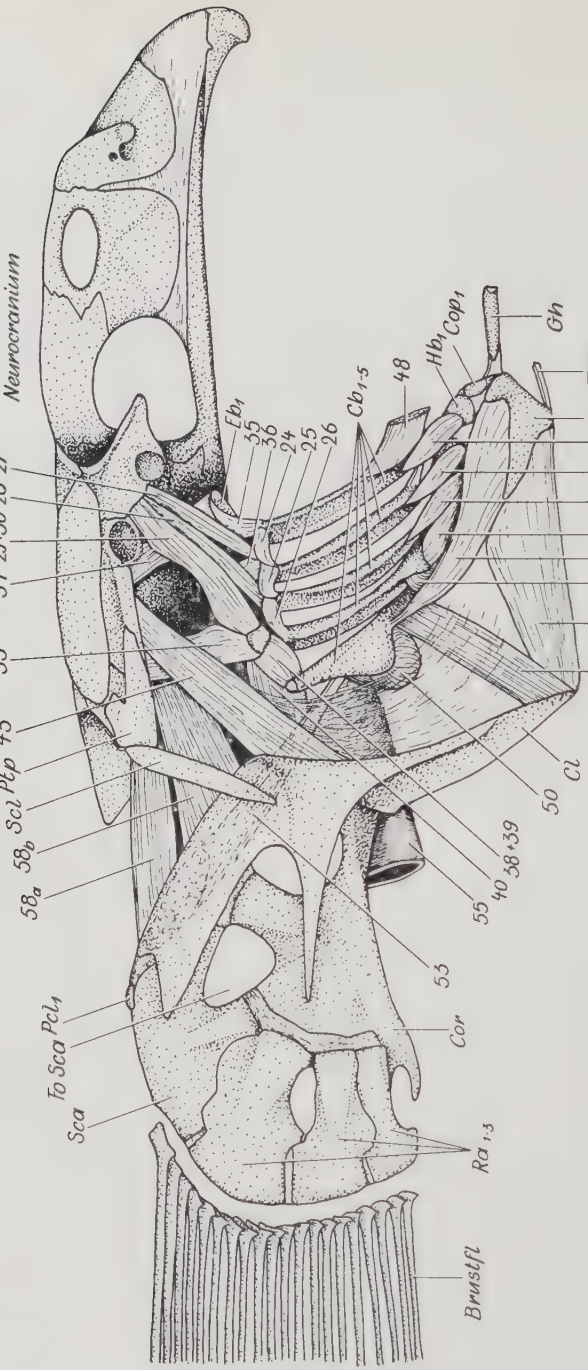

Abb. 37. *Callionymus lyra* L.: Schädel, Kiemenbögen mit der Copula communis und Schultergürtel mit der zugehörigen Muskulatur. Kiemenkorb maximal geöffnet. Seitenansicht von rechts.

Ceratobranchiale 5 und hat einen geraden Faserverlauf. Die Kontraktion der Mm. transversi ventrales zieht die Ceratobranchialia 4 und 5 beider Seiten aneinander. Die eigenartige Faserstruktur des M. transversus ventralis posterior läßt auf eine große Kraftentfaltung schließen, wie sie für die Zerkleinerung hartschaliger Nahrung erforderlich wird.

Der Musculus subarcualis rectus (Abb. 36, 37: *51*) entspringt mit kräftiger Sehne an der Ventralseite der Ceratobranchiale 5. Er zieht rostrad-ventrad gerichtet lateral am M. pharyngo-clavicularis externus vorbei und inseriert am Urohyale. Zum Teil verwächst er aber auch mit der Dorsalseite des M. sternohyoideus. Er senkt das Ceratobranchiale 5 um seine Befestigung mit der Copula 4 ventrad ab.

Zwei Musculi pharyngo-claviculares verbinden auf jeder Körperseite das Ceratobranchiale 5 mit dem Schultergürtel. Sie kreuzen sich an ihrer Insertion nicht (Abb. 36, 37: *52*, *53*). Sie senken, bzw. heben, das Ceratobranchiale 5 und die mit ihm verbundene kaudale Hälfte der Copula communis.

d) Die Muskulatur des postbranchialen Vorderdarms

Der Musculus constrictor pharyngis ist sehr reduziert. Als dünne, quer verlaufende Muskellamelle geht er lateral auf jeder Körperseite aus dem Musculus sphincter oesophagi hervor und umspannt die beiden Musculi retractores ossium pharyngealium auf ihrer Dorsalseite. Er selbst wird dorsal vom Musculus transversus dorsalis posterior überlagert und ist deshalb auf Abb. 35 nicht zu sehen. Der Musculus sphincter oesophagi (Abb. 35, 36, 37: *55*) bildet eine Lage von Ringmuskelfasern um den Vorderdarm. Beide Muskeln kontrahieren den Vorderdarm und können seine Öffnung zur Kiemenhöhle verschließen.

e) Der Musculus sternohyoideus und der Ansatz der Rumpfmuskulatur am Schädel

Der Musculus sternohyoideus (Abb. 32, 34, 37: *56*) setzt breit auf der rostro-dorsalen Fläche des ventralen Teiles der Cleithra beider Seiten an. Er verläuft rostrad gerichtet und verjüngt sich etwas. Er inseriert am Urohyale, das er bis auf seine ventrale Kante völlig umschließt, an den Bändern vom Urohyale zu den Hypohya-

lia, an den Hypohyalia und an den medialen Enden der Ceratohyalia beider Körperseiten. Er wird durch zwei Myosepten unterteilt. Seine Funktion besteht in der Kaudadführung der Hyalspange. In ähnlicher Weise, wie schon für *Ammodytes tobianus* L. beschrieben, ergibt sich aus der Kaudadführung der Hyalia eine Vielzahl von weiteren Bewegungen des Viscerocranialapparates, die im Kapitel „Leistung" näher geschildert werden sollen.

Die Rumpfmuskulatur von *Callionymus lyra* L. (Abb. 32, 33, 34: *57)* setzt an der kaudalen Fläche des Schädels an. Ihr epaxonischer Teil hebt das Neurocranium dorsad an, der hypaxonische Teil senkt es ventrad ab. Die Drehachse verläuft quer zur Körperlängsachse durch die drei parallel in der Horizontalen nebeneinander gelegenen Gelenkflächen zwischen Schädel und Wirbelsäule.

Von der Rumpfmuskulatur sind einige starke Muskelportionen deutlich abgetrennt, die zwischen dem Schädel und dem Schultergürtel und zwischen Teilen des Schultergürtels selbst verlaufen (Abb. 33, 37: *58a, 58b).* Diese Muskelportionen lassen zusammen mit dem M. trapezius eine beträchtliche Eigenbeweglichkeit des Schultergürtels gegen den Schädel vermuten.

B. Die Leistungen des Viscerocranialapparates von *Callionymus lyra* L.

1. Der Nahrungsaufnahmeapparat

Callionymus lyra L. besitzt bezahnte Praemaxillaria und Dentalia, mit denen er Beute packen und festhalten kann. Die Praemaxillaria sind vorstülpbar, und erhöhen hierdurch noch die Greifkapazität des Maules.

Zugleich wird durch die Ausschwenkung der Suspensorien ein kräftiger Sog in die Mundhöhle hinein erzeugt. Der Sog befördert die Beuteobjekte bis in den Bereich der derben, stumpfen oberen und unteren Schlundzähne, die die aufgenommene Nahrung zerkleinern.

An die Beschreibung der Funktion des Maxillarapparates soll sich als besonderes Kapitel eine Beschreibung der Beweglichkeit des Suspensoriums anschließen. Als weiteres Kapitel folgt die Beschreibung der Funktion des Pharyngealapparates.

a) Der Maxillarapparat

Die Praemaxillaria können vorgestülpt und auf die Beute zu bewegt werden. Den Antrieb für die Vorstülpung der Praemaxillaria bildet wiederum die Absenkung des Unterkiefers. Die Mundöffnung richtet sich dabei schräg ventrad-rostrad auf die Bodenoberfläche zu. Als bodenbewohnender Fisch nimmt *Callionymus lyra* L. seine Nahrung vom Grunde auf.

Bei der Absenkung des Unterkiefers (Abb. 24, 32, vgl. Abb. 25) dreht sich der Coronoidfortsatz des Dentale auf einer Kreisbahn um das Quadrato-Mandibulargelenk ein Stück rostrad und ventrad. Der Unterkiefer kann sich um ca. 65° absenken. Der Coronoidfortsatz nimmt bei seiner Bewegung die miteinander verbundenen craniodistalen Enden des Maxillare und Praemaxillare über das Ligamentum maxillo-mandibulare-mediale (II) mit: Bei geringer Absenkung gleitet der Coronoidfortsatz, soweit ihm das Ligament Spielraum läßt, an der medialen Seite von Maxillare und Praemaxillare rostrad. Bei weiterer Absenkung spannt sich das Ligament und zieht die beiden Knochen rostro-ventrad. Je stärker die Absenkung des Unterkiefers wird, um so mehr richtet sich der Zug des Ligaments ventrad.

Das Maxillare dreht sich bei dieser Bewegung um seinen cranialen Gelenkkopf. Seine Längsachse, bei geschlossenem Maule kaudad-ventrad-laterad gerichtet, verläuft nun nahezu ventrad-laterad. Das Maxillare führt zugleich noch eine zweite Bewegung aus: Die ventrad gerichtete Komponente des Zuges des Ligamentums maxillo-mandibulare mediale (II) läßt das Maxillare zusammen mit seinem Gelenkknorpel (Cg) am Schädel ein kurzes Stück rostro-ventrad gleiten. Die Gleitbewegung wird durch die starken Ligamente zwischen den Lateralethmoiden und den Maxillaria (IV) begrenzt. In gleicher Weise blockieren die am Maxillare befestigten Sehnenplatten IX und X auf der Dorsalseite des Schädels die ventrad gerichtete Gleitbewegung des Maxillare.

Das Praemaxillare folgt gleichfalls dem rostro-ventrad gerichteten Zug des Coronoidfortsatzes des Dentale. Der Zug wird über das Ligamentum maxillo-mandibulare-mediale (II) und das craniodistale Ende des Maxillare auf sein craniodistales Ende übertragen. Es stülpt sich dabei weit nach rostrad und ventrad vor. Der Processus ascendens mit dem ihm unbeweglich verbundenen Rostralknor-

pel gleitet dabei auf der Dorsalfläche der Ethmoidalregion des Schädels in schwachem Bogen rostrad-ventrad. Der Bogen entspricht der Krümmung des Processus ascendens.

Das Ligamentum maxillo-praemaxillare (Abb. 26, 27: VIII) entspannt sich. Die Sehnenplatten auf der Dorsalseite (IX, X) halten den Processus ascendens dicht an den Schädel gedrückt und verhindern, daß das Praemaxillare ventrad überkippt. Rostral vom Schädel gleitet der Processus ascendens auf der Dorsalfläche der Zwischengelenkscheiben über den praemaxillaren Gelenkkopf des Maxillare (Gkn). Die Haut zwischen Praemaxillare und Maxillare spannt sich aus. Ihre Dehnbarkeit begrenzt die Ausstülpung des Praemaxillare nach vorn.

Bei geöffnetem Maul richtet sich die Mundöffnung schräg abwärts dem Boden zu.

Wie bei *Ammodytes tobianus* L. ist die Absenkung des Unterkiefers auch hier doppelt gesichert. Die Kontraktion des M. sternohyoideus überträgt sich über die Mundbodenhaut und den M. protractor hyoidei direkt auf die Unterkieferäste. Zweitens zieht er durch die Kaudadführung der Epihyalia über deren Verbindung mit den Interopercula und die Ligamente zwischen Interoperculum und Angulare jeder Seite die Unterkieferäste herab. Ein zweiter Mechanismus führt ebenfalls zur Absenkung des Unterkiefers. Der M. levator operculi jeder Seite zieht über das Operculum. Subopereulum, Interoperculum und das Ligamentum mandibulo-interoperculare die Unterkiefer ventrad.

Zugleich mit der Absenkung der Unterkiefer werden die Suspensorien latero-dorsad abgeschwenkt. Die Quadrato-Mandibulargelenke werden latero-dorsad geführt und spreizen die Unterkieferäste um ihre rostrale Symphyse voneinander ab. Dabei drängen die Coronoidfortsätze der Unterkiefer die craniodistalen Enden der Maxillaria und Praemaxillaria nach außen. Die Bewegung erweitert die Mundöffnung lateral.

Die Anhebung des Unterkiefers führt Maxillare und Praemaxillare aus ihrer vorgestülpten Stellung wieder zurück und schließt das Maul.

Erstens ist es wiederum der Processus coronoideus des Unterkiefers, der dabei die craniodistalen Enden von Maxillare und Praemaxillare über das Ligamentum maxillo-mandibulare-mediale (II) dirigiert. Er dreht sich auf seiner Kreisbahn um das Unterkiefer-

gelenk dorso-kaudad und gleitet dabei medio-kaudal an den Enden von Maxillare und Praemaxillare vorbei. Hierbei entspannt sich zunächst das bei abgesenkter Mandibel ventrad gestreckte Ligament (II). Anschließend spannt es sich wieder in entgegengesetzter Richtung und zieht die Enden von Maxillare und Praemaxillare dorso-kaudad hinter dem Processus coronoideus her.

Zweitens zieht der Musculus adductor mandibulae direkt die craniodistalen Enden von Maxillare und Praemaxillare und das Ligamentum maxillo-mandibulare-mediale (II) kaudad. Der Muskel besteht, wie beschrieben, aus mehreren Portionen. Die am weitesten medial gelegene Portion *(8)*, am Sesamartikulare und am Ligamentum maxillo-mandibulare-mediale (II) ansetzend, hebt den Unterkiefer an. Die laterale *(6)* und rostrale *(7)* Portion des Muskels inseriert am craniodistalen Ende des Maxillare und am Ligamentum maxillo-mandibulare-mediale (II) und zieht beide Teile kaudad.

Maxillare und Praemaxillare, craniodistal verbunden, drehen sich unter der Einwirkung der beiden geschilderten Antriebsmechanismen kaudad zurück. Das Maxillare dreht sich um den cranialen Gelenkkopf, so daß seine Längsachse wieder kaudad-ventrad-laterad gerichtet ist.

Das Praemaxillare gleitet mit dem Processus ascendens auf dem Gelenkpolster des praemaxillaren Gelenkkopfes des Maxillare (Gkn) und auf der Ethmoidalregion des Schädels im flachen Kreisbogen, der Krümmung des Knochens entsprechend, kaudad-dorsad. Die kaudale Spitze mit dem Rostralknorpel verschwindet wieder in der Höhlung des Mesethmoides. Die dorsalen Sehnenplatten (IX, X) halten die Processus ascendentes dicht am Schädel; das Ligamentum maxillo-praemaxillare (VIII) spannt sich wieder.

Mit der Rückdrehung wird das Maxillare zugleich auch wieder etwas dorsad angehoben und gleitet mit seinem Knorpelpolster (Cg) am Schädel aufwärts. Die Bewegung wird durch den dorsad gerichteten Druck des sich anhebenden Unterkiefers auf Praemaxillare und Maxillare herbeigeführt. Zum Teil ist sie auch auf den kaudad gerichteten Zug des Ligamentums maxillo-praemaxillare (VIII) zurückzuführen.

Bei der Schließung des Maules werden die Suspensorien adduziert und die Quadrato-Mandibulargelenke beider Seiten mediad-ventrad wieder einander genähert. Die Unterkiefer ziehen die craniodistalen Enden der Oberkiefer an ihrer Befestigung an den

Coronoidfortsätzen der Dentalia mediad zurück. Das Maul wird etwas schmaler. Die Zahnpolster des Unter- und Oberkiefers liegen bei geschlossenem Maule dicht aneinander.

Zusammenfassend kann gesagt werden: *Callionymus lyra* L. schnappt nach seiner Beute. Beim Maulöffnen stülpt er die Praemaxillaria auf die Beute zu und über sie hinweg. Beim Schließen des Maules klappt er die Kieferzange zu und zieht sie kaudad zurück. Die Zugkraft setzt im Mundwinkel an.

Die Mechanik des Oberkieferapparates von Callionymus lyra L. ist bisher nur von van Dobben (1937) beschrieben worden. Auch er weist auf die enge Verbindung des Processus coronoideus des Unterkiefers mit den lateralen (craniodistalen) Enden von Maxillare und Praemaxillare hin.

Van Dobben beschreibt ferner, daß die Maxillaria jeder Seite mit einer Gabel den medianen Stiel (Processus ascendens) des Praemaxillare ringförmig umfassen. Eine solche Bildung konnte nicht beobachtet werden. Der Processus ascendens des Praemaxillare wurde nur von den Sehnenplatten auf seiner Dorsalseite dorsal gehalten.

b) Die Beweglichkeit des Suspensoriums

Schon bei der morphologischen Beschreibung des Suspensoriums von *Callionymus lyra* L. war darauf hingewiesen worden, daß dieser Fisch innerhalb seines Kieferstieles eine Beweglichkeit besitzt (vgl. vorn Kap. VI, A, 1, b).

Welche Bewegung führt das Suspensorium aus?

Zur Beantwortung der Frage ist es notwendig, sich die Lage des Craniohyomandibulargelenkes zu vergegenwärtigen. Seine Achse verläuft bei *Callionymus lyra* L. auffallend steil ventrad. Außerdem richtet sie sich mediad-rostrad.

Wenn das Suspensorium, das mit seinen beiden hyomandibularen Gelenkköpfen fest im Gelenk mit dem Schädel geführt wird, latero-dorsad ausgeschwenkt wird, so erfährt sein rostraler Teil durch die Schrägstellung der Gelenkachse einen kräftigen, mediad-rostrad-dorsad gerichteten Schub.

Mediad kann der rostrale Teil des Suspensoriums nicht ausweichen, da er mit der Gelenkfläche des Palatinums (Gf Pal) gegen den Schädel anliegt. Aber die Spannung, die im Suspensorium auftreten würde, wird durch die Gelenkung innerhalb des Kieferstieles ausgeglichen. Der kaudale Teil des Suspensoriums dreht sich gegen den rostralen Teil um eine in der Längsachse des Quadratums verlaufende Achse. Diese Drehung allein gleicht die Spannung im Suspensorium jedoch noch nicht vollständig aus, sondern zugleich win-

kelt sich kaudaler und rostraler Teil des Suspensoriums leicht gegeneinander ein. Die Spitze des Winkels zeigt mediad.

Drehung und Einwinkelung des kaudalen gegen den rostralen Teil des Suspensoriums werden durch die sehnige Verbindung des Symplecticums und Praeoperculums auf der einen und des Quadratums auf der anderen Seite ermöglicht. Das Symplecticum ist am Hyomandibulare mit einem breiten Knorpelsaum befestigt. Dieser Knorpelsaum deutet darauf hin, daß das Symplecticum bei der Beanspruchung durch die Bewegungen des Quadratums elastisch etwas nachgeben kann.

Der rostrad und dorsad gerichtete Schub auf den rostralen Teil des Suspensoriums wird dadurch ausgeglichen, daß das Palatinum mit seiner Gelenkfläche am Ethmoidalknorpel des Schädels schräg vorwärts und aufwärts gleitet. Das lange Ligament zwischen Vomer und Palatinum (XI) hält beide Gleitflächen dicht aneinander. Die Eigenbeweglichkeit des Palatinums macht es verständlich, daß die Sehnenplatte (IX), die es mit dem Palatinum der Gegenseite und mit den Gelenkknorpeln auf den Maxillaria verbindet, mit den anderen Sehnenplatten und Bändern auf der Dorsalseite der Ethmoidalregion nicht verwachsen ist.

Bisher wurden die Besonderheiten der Bewegungen des Suspensoriums, die sich aus der extremen Schräglage des Craniohyomandibulargelenkes ergeben, in ihrer Auswirkung nur für seinen rostralen Teil beschrieben. Für die kaudo-laterale Fläche des Suspensoriums ist die Lage der Gelenkachse in anderer, im folgenden zu besprechenden Weise gleichfalls von großer funktioneller Bedeutung.

Die Fläche, vom Hyomandibulare und Praeoperculum gebildet, wird laterad-dorsad-rostrad angehoben. Sie führt dabei das Operculum an ihrer Kaudalkante mit. An das Operculum angeschlossen ist das Suboperculum, das den funktionellen Kiemendeckel bildet. Die unter diesem Knochen gelegene postbranchiale Atmungshöhle wird kräftig dorsad erweitert, ohne daß der rostrale Teil des Suspensoriums in gleich starker Weise latero-dorsad ausgeschwenkt wird. Der rostrale Teil macht die Bewegung infolge seiner Einwinkelung und Drehung gegen den kaudalen Teil nur in geringem Grade mit.

Die wirkungsvolle Dorsadführung des kaudalen Teiles des Suspensoriums, die von der Bewegung des rostralen Teiles weit-

gehend unabhängig geworden ist, bedeutet einen Vorteil für die Atmung des Fisches. Die Ausbildung einer Beweglichkeit innerhalb des Kieferstieles ist daher für *Callionymus lyra* L. funktionell wohl im Zusammenhang mit einer erhöhten Leistung des Atemmechanismus zu suchen. Ohne Zweifel spielt sie aber auch bei plötzlichem, ruckartigem Einsaugen von Wasser in die Mundöffnung beim Beuteerwerb eine Rolle.

Die Quadrato-Mandibulargelenke werden dadurch, daß sich die rostralen Teile der Suspensorien bei der Ausschwenkung nur zu einem geringen Grade latero-dorsad bewegen, wenig weiter voneinander entfernt, als sie es bei adduzierten Suspensorien sind. Trotz der geringen Ausschwenkung der Gelenke muß eine Absenkung der Unterkiefer erfolgen können. Bei *Callionymus lyra* L. ist daher die partielle Zwangsläufigkeit des Unterkiefergelenkes (Petersen 1914, Höller 1935) aufgehoben.

Es bleibt ein Blick auf die Muskulatur zu werfen, die die Suspensorien bewegt.

Die Kräfte, die die Suspensorien latero-dorsad ausschwenken, setzen nur an ihrem kaudalen Teil an. Zwei Mechanismen sind wiederum zu unterscheiden, die sich in ihrer Wirkung ergänzen.

Erstens ist es der Zug des Musculus levator arcus palatini, der am Schädel entspringt und auf der latero-dorsalen Fläche des kaudalen Teiles des Suspensoriums inseriert. Zweitens entsteht ein laterad gerichteter Druck auf die Medialseite des Suspensoriums. Er wird durch die Kontraktion des Musculus sternohyoideus hervorgerufen, der die Hyalspangen kaudad zieht. Die Hyalspangen folgen der Bewegung kaudad nur so weit, wie ihnen die Stylhyalia Spielraum geben. Dann beginnen sich die Hyalspangen mit ihren kaudalen Enden laterad voneinander abzuspreizen und drücken die Suspensorien vor sich her auseinander. Der Druck setzt an der Verbindungsstelle zwischen Hyomandibulare und Symplecticum an.

Die Einschwenkung der Suspensorien übernehmen die Adduktoren, die auf ganzer Länge am kaudalen und rostralen Teil ansetzen. Besonders am rostralen Teil des Suspensoriums ist der Musculus adductor arcus palatini mächtig entwickelt. Seine Fasern haben hier einen rostro-laterad gerichteten Verlauf zwischen dem Schädel und dem Palatinum. Dieser Teil des Muskels führt den bei der Abschwenkung rostrad vorgeschobenen Palatinteil am Schädel kaudal zurück. Weiter kaudal bildet der M. adductor arcus pala-

tini das muskulöse Munddach unter den Augen. Seine Insertion greift ohne Unterbrechung vom Quadratum auf Symplecticum und Hyomandibulare über. Der kaudale Teil des Suspensoriums wird durch den M. adductor hyomandibularis eingeschwenkt. Die Hyalspangen werden durch die sich adduzierenden Suspensorien einander genähert und durch den Musculus protractor hyoidei rostrad gezogen.

Der Kieferstiel ist bei Teleostiern in der Regel eine feste, durchgehende Knochenspange. Nur an einer Stelle *(Epibulus insidiator:* Delsman 1925) ist in der Literatur bisher bei einem Fisch eine gelenkige Unterbrechung des Kieferstieles beschrieben worden, die mit den für *Callionymus lyra* L. geschilderten Verhältnissen vergleichbar ist.

Für *Callionymus* bedeutet die Unterbrechung des Kieferstieles eine gesteigerte Leistungsfähigkeit seines Atemapparates.

c) Der Pharyngealapparat

Bei der morphologischen Beschreibung der einzelnen Muskeln der Kiefer- und Kiemenbögen war jeweils ein kurzer Hinweis auf ihre Funktion gegeben worden.

Als Pharyngealapparat werden die bezahnten Pharyngobranchialplatten im Dach und die gleichfalls bezahnten Ceratobranchialia 5 am Boden des Kiemenkorbes mit ihrer Muskulatur bezeichnet. Die Knochen bilden eine Pharyngealzange. Die Leistung des Pharyngealapparates besteht in einem Festhalten und Zerkleinern der in den Mundraum gelangten Nahrung. Wie bei dem vorher beschriebenen *Ammodytes tobianus* L. sind mehrere Bewegungen des Pharyngealapparates zu unterscheiden, die miteinander gekoppelt sind. Erstens kann die Pharyngealzange geöffnet und geschlossen werden. Zweitens kann sie zusammen mit den an ihr ansetzenden Kiemenbögen pro- und retrahiert werden. Drittens ist eine Drehbewegung der Pharyngobranchialplatten im Dach des Kiemenkorbes jeder Körperseite anzunehmen.

Die Öffnung der Pharyngealzange ist mit ihrer Protraktion gekoppelt. Zugleich mit beiden Bewegungen drehen sich die dorsalen Kauplatten jeder Seite mit der rostralen Hälfte etwas laterad. Der Bewegung folgt das Gerüst der anhängenden Kiemenbögen. Alle Bewegungen gehören der Inspirationsphase an.

Die Schließung der Pharyngealzange verläuft zugleich mit der Retraktion und einer Rückdrehung der dorsalen Kauplatten in der Exspirationsphase. Die zugehörige Muskulatur ist in der vorn beschriebenen Weise an diesen Bewegungen beteiligt.

Die geschilderten Bewegungen entsprechen einem Hauptschema. Wie weit die Einzelknochen noch zu Sonderbewegungen befähigt sind, läßt sich schwer beurteilen. Besonders ist an eine Drehbewegung der Pharyngobranchialplatten bei geschlossener Pharyngealzange zu denken, die einer Zermalmung der Nahrung mit den kräftigen, abgestumpften Zähnen dient.

Die Muskulatur des postbranchialen Vorderarms übernimmt die Weiterbeförderung der aus dem Bereich der Pharyngealzähne nach hinten beförderten Nahrung. Der M. constrictor pharyngis spielt wohl keine große Rolle, denn er ist sehr reduziert. Der M. sphincter oesophagi übernimmt durch wellenförmig nach hinten verlaufende Kontraktionen seiner ringförmig den Darm umgreifenden Fasern den Transport der Nahrung im Vorderarm.

2. Der Atmungsapparat

Der Atmungsapparat von *Callionymus lyra* L. ist in hohem Grade an die spezialisierte Lebensweise dieses Fisches angepaßt.

Callionymus lyra L. ist ein Bodenfisch, der sich bis auf die Augen in den Sand eingraben kann. Zur Nahrungssuche kommt er aus dem Sande hervor und lauert, auf dem Grunde liegend, auf Beute (Abb. 39 A). Von Zeit zu Zeit schwimmt er eine kurze Strecke, etwa einen halben Meter, über den Boden dahin, um erneut zu verharren.

Der Atmungsapparat ist daher sowohl auf ein Leben im Sande eingegraben als auch beweglich im freien Wasser eingestellt. Das auffälligste Merkmal ist, daß die Kiemenöffnungen bis auf einen kleinen, dorsal gelegenen Spalt ringsum geschlossen sind. Sand kann daher von außen nicht in die Kiemenhöhlen eindringen.

Die Mundöffnung ist unterständig und wird von der Oberlippe kranzförmig überragt. Wenn sich *Callionymus lyra* L. in den Sand eingegraben hat, so daß nur noch die auf der Oberseite des Kopfes hervorstehenden Augen zu sehen sind, hebt er den Kopf um einige Millimeter an. Es entsteht auf diese Weise unter der Mundöffnung ein kleiner, sandfreier Raum, in den genügend Atemwasser von allen Seiten nachsickern kann. Aus diesem Raum wird das Atemwasser vorsichtig abgesogen.

Die Atemfrequenz ist auffallend langsam. Im Sande eingegraben benötigt er zum Einatmen etwa 2 bis 3 Sekunden, zum Ausatmen nur etwa $^1/_2$ bis $^3/_4$ Sekunden. Im freien Wasser, auf dem

Grund liegend, ist die Atmung sogar noch bedeutend langsamer: 5 bis 10 Sekunden zum Einatmen, jedoch wieder nur $^1/_2$ bis $^3/_4$ Sekunden zum Ausatmen. Das Ergebnis erscheint zunächst überraschend, denn im Sande eingegraben ist mit größerer Ruhe des Körpers und entsprechend niedrigerem Sauerstoffbedarf zu rechnen als bei dem Aufenthalt über der Bodenoberfläche. Die Erklärung ist aber wahrscheinlich darin zu suchen, daß der Fisch, im Sande eingegraben, seine Suspensorien und den Branchiostegalapparat nicht so leicht und so weit entfalten kann wie im freien Wasser. Entsprechend atmet er im Sande schneller („flacher").

Der Atemvorgang verläuft nach dem Schema, das Woskoboinikoff (1932) allgemein geltend für Teleostier geschrieben hat. Auch bei *Ammodytes tobianus* L. wurde gleiches festgestellt. Für *Callionymus lyra* L. gilt jedoch, daß die operculare und branchiostegale Pumpe die Hauptarbeit bei der Atmung übernimmt.

Die Inspiration beginnt mit der Öffnung des Maules und mit der Erweiterung der praebranchialen Atemhöhle durch die Abschwenkung der Suspensorien und die Absenkung des Zungenbeins. Die Kiefer werden nur so weit geöffnet, daß der Maxillarapparat nicht entfaltet wird. Die Mechanismen, die diese Bewegungen ausführen, wurden schon im einzelnen bei der Öffnung des Nahrungsaufnahmeapparates besprochen.

Die Erweiterung der postbranchialen Atmungshöhlen wird gleichfalls durch die Abschwenkung der Suspensorien erreicht. Sie sind sogar in besonders wirksamer Weise daran beteiligt, denn die kaudalen Hälften der Suspensorien heben sich stärker lateraddorsad um das Craniohyomandibulargelenk an, als die an ihnen beweglich befestigten rostralen Hälften.

Zu der Erweiterung der postbranchialen Atmungshöhlen durch die Suspensorien kommt die Erweiterung durch die Opercularia hinzu. Der M. dilatator operculi hebt auf jeder Seite das Operculum und das mit ihm verbundene Suboperculum um das Hyomandibularoperculargelenk latero-dorsad an. Zugleich senken die kleinen Mm. tensores der Radii branchiostegi die Branchiostegalstrahlen ventrad ab und spreizen sie auseinander.

Der Einatmungsvorgang erfolgt sehr langsam. An seinem Ende sind die Branchiostegalmembranen ballonförmig ventrad und ventro-laterad ausgebaucht.

Die Ausatmung geht relativ viel schneller vor sich.

Die Mechanismen für die Schließung des Maules, die Adduktion der Suspensorien und die Protraktion des Zungenbeins wurden schon erläutert. Sie verengern den praebranchialen Atemraum. Die postbranchialen Atemräume, gleichfalls durch die Adduktion der Suspensorien verkleinert, kontrahieren sich besonders durch die Wirkung der Hyohyoidmuskulatur. Der M. hyohyoideus dorsalis, der die Wandung der branchiostegalen Atemkammer fast ganz auskleidet, ist hierfür besonders durch die Kreuzung seiner zwei Muskelfaserschichten geeignet. Der M. hyohyoideus ventralis hat keinen Ansatz an den Branchiostegalstrahlen mehr. Statt dessen zieht er, funktionell ein M. constrictor der Atemräume, die Hyalspangen beider Körperseiten aneinander.

Die Opercularia werden durch den M. adductor operculi ventro-mediad und durch den M. levator operculi mediad gezogen. Der M. levator operculi, der zur Adductor-Muskulatur zu rechnen ist (Vetter 1878, p. 531) leitet damit, wie es auch für *Ammodytes tobianus* L. beschrieben wurde, die erneute Absenkung der Mandibeln ein.

Auch der M. trapezius ist vielleicht bis zu einem gewissen Grade an der Verkleinerung der postbranchialen Atemkammern beteiligt. Erstens zieht er den Schultergürtel zum Schädel heran; zweitens kontrahiert er mit seinen medialen Fasern, die in die Haut zwischen Ceratobranchiale 5 und Cleithrum ausstrahlen, den medialen Teil der Atemkammer. Die Exspiration kann, wie schon geschildert, so kräftig sein, daß Sandkörner, die in die postbranchialen Atemkammern beim Kauvorgang durch die Kiemenspalten eingedrungen sind, senkrecht nach oben durch die Kiemenöffnungen ausgeblasen werden. Der hohe Druck, der dabei in den Kammern entsteht, beansprucht die Kiemen als Rückstauventile stark. Sie werden dabei wahrscheinlich durch die Kontraktion der Mm. interarcuales laterales unterstützt, die die Kiemenblättchenreihen an den einzelnen Bogen einander nähern und die Kiemenspalten verengern.

Zusammenfassend kann über die Atmung folgendes gesagt werden: *Callionymus lyra* L. liegt meistens mit nur wenig geöffnetem Maul auf dem Grunde oder im Sande vergraben. Der Maxillarapparat bleibt bei der Atmung geschlossen. Die Pumpbewegungen werden hauptsächlich durch den kaudalen Teil der Suspensorien und die Opercularia mit dem Branchiostegalapparat ausgeführt.

Der Hub des Suspensoriums und der Opercularia richtet sich infolge der dorso-ventral breit gedrückten Gestalt des Kopfes mehr dorsal als lateral. Für den im Sand eingegrabenen Fisch ist die Richtung des Hubes nach dorsad günstig, denn der Druck des den Kopf umgebenden Bodens setzt in dieser Richtung den geringsten Widerstand entgegen. Beim Umherschwimmen im freien Wasser tritt auch die praebranchiale Atempumpe mit in Tätigkeit.

VII. Vergleichende funktionelle Betrachtung der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate von *Ammodytes tobianus* L. und *Callionymus lyra* L.

Beide Fische besitzen ein gemeinsames, charakteristisches funktionelles Merkmal in der Ausbildung eines hochspezialisierten Maxillarapparates, dessen Aktivierung für den Nahrungserwerb bei beiden Arten die Praemaxillaria weit nach vorn heraus schiebt, d. h. sie rostrad weit vorstülpt. Gleichwohl wird dieser Effekt von den beiden Fischspecies ganz verschieden ausgenutzt.

Schon die vergleichende Betrachtung der Körperform von *Ammodytes tobianus* und *Callionymus lyra* zeigt zwei grundsätzlich voneinander verschiedene Funktionstypen. *A. tobianus* mit langgestrecktem Körper und zugespitztem Kopf ist Schwimmer des freien Wassers und Suspensionsfresser. *C. lyra*, von gedrungenerem Körperbau und flachem, fast dreieckigem Kopf mit breiten, kehlständigen Bauchflossen ist Bodenbewohner und durophager Sammler und Lauerer.

Der Maxillarapparat baut sich in beiden Arten aus den gleichen Grundelementen auf. Seine Mechanik ist aber jeweils eine andere.

Die gemeinsame Grundlage für die Ausbildung eines Maxillarapparates ist bei beiden Gattungen die große Beweglichkeit des — wie bei allen Percomorphi aus der Mundrand-Begrenzung ausgeschiedenen — Maxillare und Praemaxillare am Schädel. Sie führt bei der Öffnung des Maules durch die Bildung einer Wange zum seitlichen Abschluß des Mundwinkels und zur Vorstülpung der Mundöffnung. Den Antrieb für die Aufstellung des Maxillarapparates bildet die Absenkung des Unterkiefers.

Der wesentliche Unterschied der Maxillarapparate läßt sich in zwei Punkte zusammenfassen:

1. Der Bau des Praemaxillare und des Rostralknorpels und ihre

Verbindung zum Maxillare unterscheiden sich bei beiden Formen voneinander.

2. Die Art der Kraftübertragung vom Unterkiefer zum Oberkiefer, die zur Aufstellung des Maxillarappartes führt, ist jeweils anders ausgebildet.

Zu Punkt 1:

Beide Fische besitzen an ihren Praemaxillaria lange Processus ascendentes: Bei *Callionymus lyra* L. bilden sie in der von den übrigen Teleostiern her gewohnten Weise ein einheitliches, festes Knochenelement; bei *Ammodytes tobianus* L. ist ein Gelenk zwischen den Praemaxillaria und ihren Processus ascendentes ausgebildet, um das beide Teile gegeneinander beweglich sind.

Eng mit den Processus ascendentes hängt der Rostralknorpel zusammen, der bei *Callionymus lyra* L. ihren kaudalen Enden unbeweglich angewachsen ist. Auch diese Bildung ist für Teleostier die Regel. Bei *Ammodytes tobianus* L. ist der Rostralknorpel beweglich mit den Processus ascendentes der Praemaxillaria verbunden.

Ein weiterer funktionell wichtiger Unterschied liegt in der Befestigung von Praemaxillare und Maxillare aneinander: Hier hat offenbar *Ammodytes tobianus* L. ursprünglichere Züge des Bauplanes der percomorphen Teleostier bewahrt. Bei ihm stehen Praemaxillare und Maxillare an drei Stellen in Kontakt.

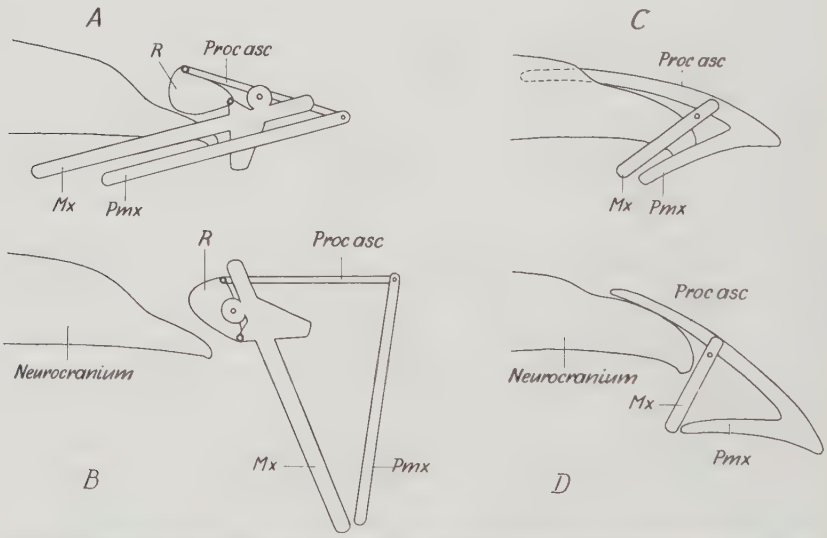

Abb. 38. Schematische Darstellung der Bewegungen des Oberkieferapparates von *Ammodytes tobianus* L. (A: Maxillarapparat geschlossen, B: Maxillarapparat geöffnet) und *Callionymus lyra* L. (C: Maxillarapparat geschlossen, D: Maxillarapparat geöffnet).

a) Die craniodistalen, lateralen Enden beider Knochen sind bindegewebig aneinander befestigt.

b) Die Gelenkfortsätze der Praemaxillaria (art proc) sind über knorpelige, zu Stäben in die Länge gezogenen Zwischengelenkscheiben (Gkn) mit den praemaxillaren Fortsätzen der Maxillaria (Pmx Fo) verbunden.

c) Die kaudalen Enden der Processus ascendentes der Praemaxillaria (proc asc) stehen über den Rostralknorpel (R) mit den medialen Fortsätzen der Maxillaria (med Fo) in Verbindung.

Bei *Callionymus lyra* L. sind Praemaxillare und Maxillare nur noch an zwei Stellen aneinander befestigt. Die dritte, mittlere Verbindungsstelle ist aufgegeben und hat einem Gleitlager Platz gemacht.

a) Die craniodistalen, lateralen Enden beider Knochen sind bindegewebig aneinander befestigt.

b) Die knorpeligen Zwischengelenkscheiben (Gkn) der praemaxillaren Gelenkköpfe der Maxillaria (pmx Gko) sind nicht an den Praemaxillaria befestigt, sondern die Processus ascendentes der Praemaxillaria liegen ihnen gleitfähig auf.

c) Die Verbindung zwischen den kaudalen Enden der Processus ascendentes der Praemaxillaria und den Maxillaria ist dagegen erhalten, obwohl beide Teile bei geschlossenem Maule weit voneinander entfernt sind. Vom Rostralknorpel, der mit den Enden der Processus ascendentes fest verwachsen ist, zieht das Ligamentum maxillo-praemaxillare (VIII) auf jeder Seite an die Maxillaria heran.

Zu Punkt 2:

Die Absenkung des Unterkiefers entfaltet den Maxillarapparat: Bei *Callionymus lyra* L. ist es die Zugwirkung des Unterkiefers, die die Praemaxillaria vorstülpt. Der Unterkiefer ist eng am craniodistalen, lateralen Ende des Maxillare mit dem kurzen Ligamentum maxillo-mandibulare (II) befestigt. Bei seiner Absenkung zieht er die Enden von Maxillare und Praemaxillare mit sich. Das Praemaxillare kann dem Zuge nur folgen, indem es mit seinem langen Processus ascendens auf der Dorsalfläche der Ethmoidalregion des Schädels und auf dem Gelenkknorpel des Maxillare vorwärts und zugleich im Bogen schräg abwärts gleitet. Die Möglichkiet zu dieser Gleitbewegung ist durch die Aufgabe der mittleren Verbindung zwischen Maxillare und Praemaxillare gegeben.

Die schräg nach unten-vorwärts führende Komponente dieser Bewegung ist gleichzeitig die Voraussetzung für die Wirksamkeit des hier entwickelten Mechanismus mit seiner besonderen Art der Kraftübertragung durch Zug zur Vorstülpung der Praemaxillaria. Das Ergebnis aber ist die Wendung des sich öffnenden Maules nach unten, zum Substrat hin, von dem *Callionymus* seine Nahrung aufnimmt.

Bei *Ammodytes tobianus* L. stemmt der Unterkiefer bei seiner Absenkung unter Zwischenschaltung des elastischen Ligamentum maxillo-mandibulare mediale (II) die craniodistalen, lateralen Enden von Maxillare und Praemaxillare rostrad. Eine ventrad gerichtete Zugkomponente fällt hier weg, wegen der Länge der Oberkieferknochen und ihrer Ligamentverbindungen zum Unterkiefer: Die Enden von Maxillare und Praemaxillare befinden sich bei weit abgesenktem Unterkiefer rostral vom Processus coronoideus auf gleicher Höhe neben der Spitze des Unterkiefers (vgl. Abb. 5).

Obwohl ein Zug auf die craniodistalen Enden der Oberkiefer bei *Ammodytes tobianus* L. nicht auftritt, kommt es doch zu einer Vorstülpung der Prae-

maxillaria. Sie resultiert aus einer Hebelwirkung des Maxillare auf den Rostralknorpel. Dieser rollt dabei auf der Ethmoidalregion des Schädels ein kurzes Stück rostrad und schiebt die dabei an seiner Dorsalkante beweglich befestigten Processus ascendentes der Praemaxillaria vor sich her. Die mittlere Verbindung zwischen Maxillare und Praemaxillare, die durch die brückenförmige Zwischengelenkscheibe (Gkn) erhalten ist, hindert die Vorstülpung der Praemaxillaria nicht, denn sie wird durch die Drehbewegung des Maxillare gleichfalls rostrad verlagert.

Der rostrad gerichtete Schub auf die craniodistalen Enden der Praemaxillaria führt zu einer Erweiterung des Winkels, den die Praemaxillaria mit ihren Processus ascendentes bilden. Diese bewegliche Verbindung beider Elemente miteinander bildet die Voraussetzung für die Wirksamkeit des hier entwickelten Mechanismus mit seiner besonderen Art der Kraftübertragung durch einen doppelten Schub — über den Rostralknorpel und über das elastische Ligamentum maxillo-mandibulare mediale — zur Vorstülpung der Praemaxillaria. Das Ergebnis aber ist die Bildung einer weit vorgestreckten Röhre mit weiter, ovaler Mündung durch das sich öffnende Maul; mit dieser Röhre wie mit einer Pipette saugt *Ammodytes tobianus*, der als Planktonfresser sich aus dem freien Wasser ernährt, seine Kleinbrocken-Nahrung in die Mundhöhle ein. Bei *Ammodytes tobianus* L. fehlt jegliche Bezahnung an den Kiefern; zweifellos haben sie beim Nahrungserwerbe dieses Fisches keinerlei Greif- oder Beißfunktion.

Der für *Callionymus lyra* L. beschriebene Typus der Protraktion der Praemaxillaria durch die Zugwirkung des Unterkiefers wurde von Gregory (1933) in phylogenetischer Fragestellung erörtert. Hofer (1945) wies darauf hin, daß bei extrem maxillarkinetischen Formen (*Zeus*, *Trachypterus*) das Palatoquadratum steil aufgerichtet wird. Für *Callionymus lyra* L. würde diese Beobachtung ebenfalls zutreffen.

Der bei *Ammodytes tobianus* L. vorgefundene Mechanismus, der von einer Zugkraft des Unterkiefers unabhängig ist, zeigt dagegen, daß eine gleiche Protraktion der Praemaxillaria auch bei Formen mit langgestreckter Schnauze und flachem Palatoquadratbogen verwirklicht sein kann.

Ein Vergleich der Kieferstiele von *Ammodytes tobianus* und *Callionymus* läßt sofort die Sonderstellung von *Callionymus lyra* L. hervortreten.

Während die *Ammodytes*-Arten einen in sich stabilen Kieferstiel besitzen, der auch für die Mehrzahl der übrigen Teleostier charakteristisch ist, ist er bei *Callionymus lyra* L. gelenkig unterbrochen. Diese Spezialisation ist mit einer extremen Schräglage des Craniohyomandibular-Gelenkes gekoppelt.

Beide Sonderbildungen, die sich funktionell ergänzen, führen dazu, daß der kaudale Teil des Suspensoriums stärker ausgeschwenkt

wird als der rostrale Teil. Der biologische Vorteil wurde für *Callionymus lyra* L. in atmungsphysiologischen Zusammenhängen gedeutet: der Raum der postbranchialen Atmungskammern kann gesondert erweitert und verengert werden, unabhängig von einer Alteration des Unterkiefers und fast unabhängig von der Muskulatur der Opercularia. Der Vorteil dieser Möglichkeit ergibt sich aus der dorsoventralen Abplattung des *Callionymus* im Zusammenhang mit seiner benthonischen und z. T. im Substrat submersen Lebensweise: Hier divergieren schon in der Ruhelage die Kieferstiele so stark laterad voneinander, daß Hilfseinrichtungen für die Bewältigung ihrer Funktion bei der Atemwasserversorgung notwendig wurden; eine solche Hilfseinrichtung stellt die Kinetik des Kieferstieles dar.

Ein biologischer Nachteil entsteht durch die geringere Stabilität der Abstützung des Unterkiefers gegen den Schädel. Der Kieferstiel, der den Unterkiefer am Schädel aufhängt, richtet sich etwa in einem Viertelkreis schräg abwärts und nach vorn. Von vorn her wirkt auch die Druckkraft des Kiefers auf ihn ein. Er wird daher in seiner Längsrichtung auf Druck beansprucht. Die Bewegungsachse, um die vorderer und hinterer Teil des Suspensoriums gegeneinander drehbar sind, verläuft gleichfalls in der Längsachse des Kieferstiels. Der Druck des Unterkiefers wird daher durch das beide Teile des Suspensoriums verbindende Sehnengewebe abgefangen, ohne daß es zu einer Knickung im Kieferstiel kommt. Außerdem sind die vom Unterkiefer her auftretenden Kräfte bei der Kleinheit seiner Abmessungen verhältnismäßig gering, so daß sie den Kieferstiel nicht wesentlich beanspruchen.

Ein Vergleich der Atmungsapparate beider Fische zeigt, daß der im Sand und am Boden lebende *Callionymus lyra* L. weit größere Spezialisationen entwickelt hat als der auf die Fortbewegung im freien Wasser eingestellte *Ammodytes tobianus* L. Erstaunlich bleibt dabei, daß sich auch *A. tobianus* L. zeitweilig vollständig in den Sand eingräbt.

Die Spezialisationen des Atmungsapparates von *Callionymus lyra* L. für das Leben im Sande bestehen in der Verwachsung der Branchiostegalmembran mit der Körperwand bis auf ein kleines, dorsal gelegenes Loch, die Kiemenöffnung. Die postbranchialen Atempumpen übernehmen durch die schon im einzelnen geschilderte Sonderfunktion des kaudalen Teiles des Suspensoriums und die stark entwickelten branchiostegalen Atmungskammern den Hauptanteil an der Atemwasserversorgung.

Bei *Ammodytes tobianus* L. ist der Kiemendeckel und die Branchiostegalmembran nicht mit der Körperwand verwachsen. Beim Aufenthalt im Sande schließt der Kiemendeckel, der einen breiten, häutigen Saum besitzt, dicht an die Körperwand an. Der wohlent-

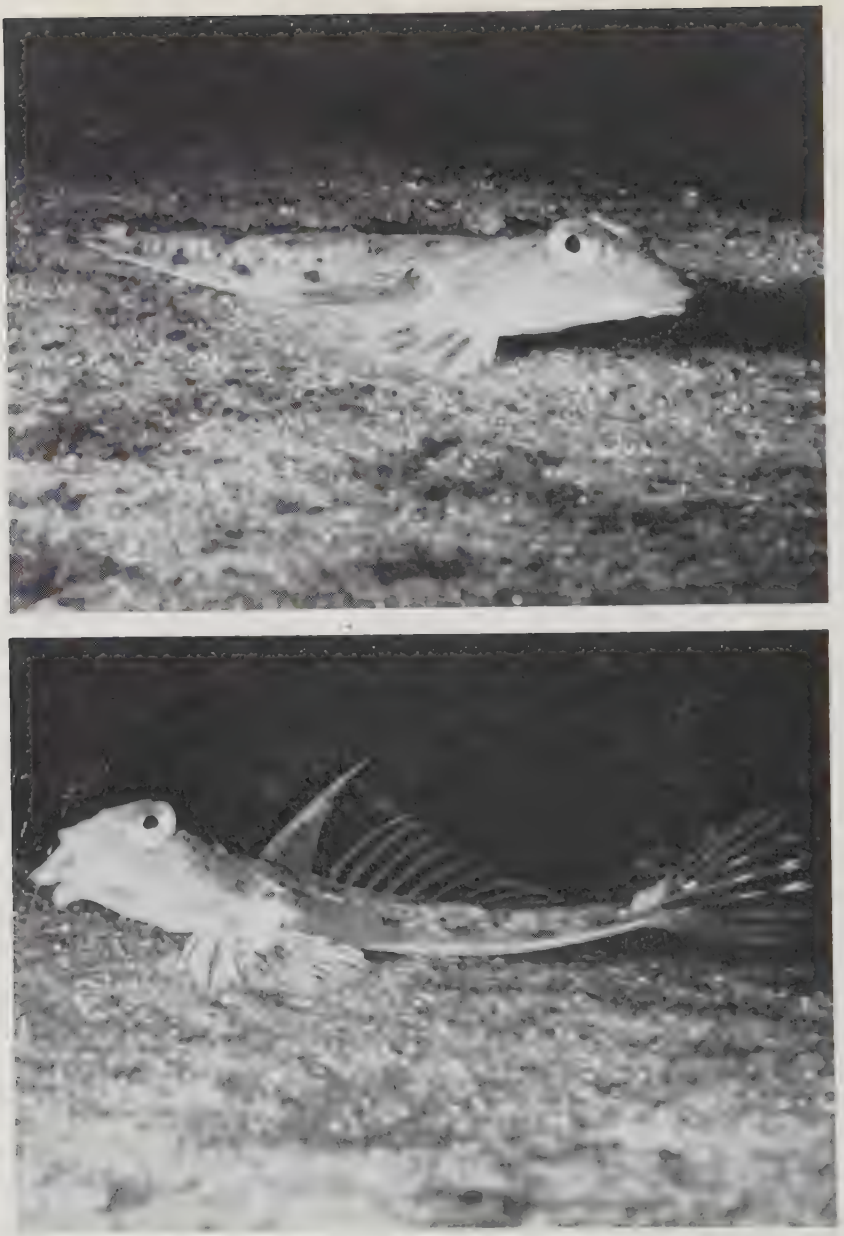

Abb. 39. Photographie eines lebenden *Callionymus lyra* L. ♀, im Aquarium.
A: *Callionymus lyra* L. ♀, auf dem Grunde liegend. Maul geschlossen. Maxillarapparat zusammengefaltet. Lauerstellung.
B: *Callionymus lyra* L. ♀, das Tier spreizt die Flossen ab und hat das Maul geöffnet. Maxillarapparat entfaltet. („Gähnbewegung".)
Verf. phot.

wickelte Branchiostegalapparat übernimmt vermutlich auch hier die Pumpenfunktion, wie aus seiner kräftigen Muskulatur zu schließen ist.

VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate wurden an zwei Vertretern der Gattung *Ammodytes (A. tobianus* L. und *A. lanceolatus* Lesauv.) und an einem Vertreter der Gattung *Callionymus (C. lyra* L.) durchgeführt. Alle drei Fische sind durch den Besitz eines spezialisierten Maxillarapparates gekennzeichnet.

2. Der osteologischen und myologischen Beschreibung folgt eine Analyse der Funktion der Viscerocranialapparate der untersuchten Formen. Im Anschluß wird die Leistung der Apparate miteinander verglichen.

3a) *Ammodytes tobianus* L. stülpt bei der Öffnung des Maules die Praemaxillaria vor und erweitert die Mundöffnung zu einer rostrad gerichteten Röhre.

b) Den Antrieb für die Aufstellung des Maxillarapparates bildet die Absenkung des Unterkiefers, der über ein elastisches Ligament die lateralen Enden der Maxillaria und Praemaxillaria rostrad vorstemmt.

c) Die Praemaxillaria besitzen beweglich an ihnen befestigte lange Processus ascendentes. Am kaudalen Ende der Processus ascendentes der Praemaxillaria ist der Rostralknorpel beweglich angebändert. Durch Hebelwirkung der Maxillaria rollt der Rostralknorpel bei der Öffnung des Maules auf der Ethmoidalregion des Schädels ein Stück nach vorn und schiebt die Processus ascendentes mit den distalen Enden der Praemaxillaria rostrad.

d) Durch die unter b) und c) aufgeführten Funktions- und Struktureigentümlichkeiten gewinnt *Ammodytes tobianus* L. einen leistungsfähigen Saugapparat, mit dem Planktonorganismen bis in den Bereich der Pharyngealzähne befördert werden. Die Mechanik des Pharyngealapparates wird beschrieben.

4a) Die Untersuchungen an *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. beschränken sich auf eine Analyse des Maxillarapparates.

b) Er unterscheidet sich funktionell von dem der vorher beschriebenen Art dadurch, daß die Praemaxillaria nicht protraktil sind. Der Antrieb für die Voranführung der lateralen Enden von

Maxillare und Praemaxillare bildet der gleiche Stemmechanismus des Unterkiefers, der für die Art *A. tobianus* L. beschrieben wurde.

c) Der Rostralknorpel bleibt dagegen bei der Öffnung des Maules auf der Ethmoidalregion des Schädels unbeweglich liegen. Die Praemaxillaria mit den ihnen beweglich verbundenen Processus ascendentes werden nur leicht dorsad angehoben.

d) Eine strukturelle Besonderheit des Neurocraniums von *Ammodytes lanceolatus* Lesauv. besteht in der Ausbildung zweier hakenförmiger, in die Mundhöhle vorragender Fortsätze des Vomer. Die zahnartige Funktion der Haken wird im Zusammenhang mit der räuberischen Lebensweise des Fisches diskutiert.

5a) *Callionymus lyra* L. hat besondere Spezialisationen seines Viscerocranialapparates im Bau des Maxillarapparates, in der Konstruktion des Kieferstiels und in der Adaptation seines Pharyngealapparates ausgebildet.

b) Der Maxillarapparat besitzt protraktile Praemaxillaria. Sie werden durch den Zug des Unterkiefers bei der Öffnung des Maules ventro-rostrad vorgestülpt. Dabei gleiten sie mit langen, bis auf die Dorsalseite des Schädels reichenden Processus ascendentes auf der Ethmoidalregion des Schädels in leichtem Bogen aus einer dorsal von Bindegewebsschichten gebildeten Hülle heraus. Der Rostralknorpel ist am Zustandekommen der Bewegung funktionell nicht beteiligt, sondern bildet einen festen Bestandteil der Processus ascendentes.

c) Das Suspensorium ist in einen rostralen und kaudalen Teil gegliedert. Beide Teile sind gegeneinander beweglich. Die gelenkige Verbindung liegt innerhalb des Kieferstieles und wird rostral vom Quadratum und kaudal vom Praeoperculum und Symplecticum gebildet. Die Sonderbewegung des kaudalen gegen den rostralen Teil des Suspensoriums wird im Zusammenhang mit der extremen Schräglage des Craniohyomandibulargelenkes betrachtet. Sie führt zu einer verstärkten Latero-dorsad-Bewegung des kaudalen Teiles des Suspensoriums und erhöht die Leistungsfähigkeit der postbranchialen Atempumpe.

d) Der Funktionsmechanismus des Pharyngealapparates ist auf die Zerkleinerung hartschaliger Nahrung eingestellt. Das Zusammenspiel der Muskeln, die an den zu kreisförmigen Kauplatten umgebildeten Pharyngobranchialia ansetzen, wird beschrieben.

e) Der Atmungsapparat arbeitet fast ausschließlich mit den postbranchialen Atemhöhlen, die durch die Sonderfunktion des kau-

dalen Teiles des Suspensoriums, geräumige branchiostegale Atemkammern und eine wohlentwickelte Hyohyoidmuskulatur die Saugpumpenfunktion übernehmen.

6. Die vergleichende Betrachtung der viscerocranialen Strukturen der untersuchten Formen ergab, daß der Vorstreckmechanismus für die Praemaxillaria in der Gattung *Ammodytes* mit ganz anderen Konstruktionseinzelheiten und Kraftübertragungen arbeitet, als in der Gattung *Callionymus*. Diese Vorstreckmechanismen stellen analoge Spezialisationen dar, hervorgegangen aus dem Grundbauplan percomorpher Teleostier.

IX. Zeichenerklärungen

		Abbildung
Al	Alisphenoid	2, 4, 22, 23
Ang	Angulare	14, 18, 19, 24, 25
Art	Articulare	5, 12, 13, 18, 19, 24, 25, 28, 34
art proc	Gelenkfortsatz des Praemaxillare (Allis 1909, Gregory)	7, 8
B	Basisphenoid	2, 4
Bfl	Bauchflosse	32, 33, 34
Bkn	Beckenknochen	32, 34
Bo	Basioccipitale	2, 4, 21, 23
Brustfl	Brustflosse	5, 17, 24, 25, 32, 33, 34, 37
Bs	Branchiospinae	17
caud Gko	Caudaler Gelenkkopf des Hymomandibulare	29
Cb_{1-5}	Ceratobranchiale 1—5	10, 16, 17, 31, 35, 36, 37
Cg	Cranialer Gelenkknorpel des Maxillare	5, 8, 18, 19, 33
Ch	Ceratohyale	5, 10, 14, 16, 24, 25, 31, 36
Cl	Cleithrum	5, 17, 24, 25, 32, 33, 37
Cop_{1-4}	Die Copulae der 1.—4. Kiemenbögen	10, 17, 31, 36, 37
Cor	Coracoid	5, 17, 24, 25, 37
cr Gko	Cranialer Gelenkkopf des Maxillare	6, 12, 18, 20, 26, 27
Dent	Dentale	5, 13, 14, 18, 19, 24, 25
dors Fo	Dorsaler Fortsatz des Maxillare	6, 18, 20, 26
Eb_{1-4}	Epibranchiale 1—4	9, 15, 17, 30, 35, 37
Ecp	Ectopterygoid	5, 13, 14, 18, 19, 24, 25, 28, 29
El	Elastischer Gewebestrang	5, 8, 12, 18
Enp	Entopterygoid	5, 13, 14, 18, 19
Eo	Exoccipitale	2, 3, 4, 21, 22, 23
Eph	Epihyale	10, 14, 16, 31, 36
Epo	Epioticum	2, 3, 4, 21, 22
Fo Sca	Foramen Scapulae	37

Fr	Frontale	2, 3, 4, 18, 19, 21, 22, 23, 28
Gf Pal	Gelenkfläche des Palatinums	29
Gh	Glossohyale	5, 10, 16, 17, 24, 31, 36, 37
Gkn	Gelenkknorpel zwischen Maxillare und Praemaxillare	5, 8, 18, 19, 33
Gpf	Gelenkpfanne des Hyomandibulare am Neurocranium	2, 4, 21, 23
Hb_{1-3}	Hypobranchiale 1—3	10, 16, 17, 31, 36, 37
H. d. Mes	Höhlung des Mesethmoides zur Aufnahme des Proc. asc. d. Praemaxillare	22
$Hh_{1,2}$	Hypohyale 1, 2	5, 10, 13, 14, 16, 24, 31, 36
Hm	Hyomandibulare	5, 13, 14, 24, 25, 28, 29, 33
Iop	Interoperculum	5, 11, 12, 13, 14, 18, 19, 24, 25
Iorb	Interorbitalöffnung	21
Kn	Schädelknorpel	2, 3, 4, 21, 22
La	Lacrymale	11, 28, 32, 33
lat Fo	Lateraler Fortsatz des Hyomandibulare	12
lat Gf	Laterale Gelenkfläche des Maxillare für die Articulation mit dem Palatinum	26
Le	Lateralethmoid	2, 3, 4, 18, 19, 21, 22, 23, 28
Mb	Mundboden	13
Md	Mundrand	32, 33, 34
med Fo	Medialer Fortsatz des Maxillare	6, 18
Mes	Mesethmoid	2, 3, 4, 8, 18, 19, 21, 22, 23, 28
Mp	Metapterygoid	5, 13, 14, 19
Mx	Maxillare	5, 8, 11, 12, 18, 19, 24, 25, 28, 32, 33
Nas	Nasale	11, 32, 33
Op	Operculum	5, 11, 12, 14, 24, 25, 28, 32, 33
Opo	Opisthoticum	2, 4
Pal	Palatinum	5, 8, 13, 14, 18, 19, 24, 25, 28, 29
Par	Parietale	2, 3, 21, 22, 28
Pb_{1-4}	Pharyngobranchiale 1—4	9, 15, 17, 30, 35
$Pcl_{1,2}$	Postcleithrum 1, 2	5, 17, 24, 25, 37
Pmx	Praemaxillare	5, 7, 8, 11, 12, 18, 24, 25, 28, 32, 33, 34, 38
Pmx Fo	Praemaxillarfortsatz des Maxillare	6, 18, 20
pmx Gko	Praemaxillarer Gelenkkopf des Maxillare	26
Pop	Praeoperculum	5, 11, 12, 13, 14, 18, 19, 24, 25, 28, 29, 33, 34
post max proc	Postmaxillar-Fortsatz des Praemaxillare (Allis, Gregory)	7, 8
Pro	Prooticum	2, 4, 21, 23
Proc asc	Processus ascendens	5, 7, 8, 12, 18, 19, 24, 25, 27, 38

		Abbildung
Proc op	Processus opercularis	29
Ps	Parasphenoid	2, 4, 18, 19, 21, 23
Pto	Pteroticum	2, 3, 4, 21, 22, 23, 28
Ptp	Posttemporale	5, 17, 21, 22, 23, 37
Qu	Quadratum	5, 13, 14, 18, 19, 24, 25, 28, 29, 34
R	Rostralknorpel (Allis 1909, Gregory)	5, 8, 12, 18, 19, 24, 25, 27, 32, 38
Ra_{1-4}	Radialia	5, 24, 25, 37
Rbr	Branchiostegalstrahlen	5, 13, 14, 24, 25, 34
Rfl	Rückenflosse	32
rost Gko	Rostraler Gelenkkopf des Hyomandibulare	29
Sa	Sesam-articulare (Meckelscher Knochen, Coronare)	24, 25
Sca	Scapula	5, 24, 25, 32, 33, 37
Sch	Schnauzendach	28
Scl	Supracleithrum	5, 17, 25, 33, 37
Sclr	Scleralring	11
So	Supraoccipitale	2, 3, 21, 22
$Sorb_{2-4}$	Suborbitale 2—4	11
Sop	Suboperculum	5, 11, 12, 14, 24, 25, 32, 33
Sph	Sphenoticum	2, 3, 4, 21, 22, 23, 28
Sth	Stylhyale	14
Sy	Symplecticum	5, 13, 14, 24, 25, 28, 29
Tab	Tabulare (Supratemporale, Extrascapulare)	11
Uh	Urohyale	5, 13, 17, 24, 25, 34, 37
Vo	Vomer	2, 3, 4, 8, 18, 19, 21, 22, 23
Z	Knorpeliges Zwischenstück zwischen Eb_1 und Pb_2	9, 15, 17
1	M. levator arcus palatini	11, 12, 32, 33
2	M. dilatator operculi	11, 12, 32, 33
3	Äußere Portion des M. adductor mandibulae von Ammodytes tobianus L.	11, 12
4	Mediale Portion des M. adductor mandibulae von Ammodytes tobianus L.	11, 12
5	Zum Maxillare ziehende Portion des M. adductor manibulae von Ammodytes tobianus L.	11, 12
6	Laterale Portion des M. adductor manibulae von Callionymus lyra L.	32, 33, 34
7	Rostrale Portion des M. adductor manibulae von Callionymus lyra L.	33
8	Mediale Portion des M. adductor manibulae von Callionymus lyra L.	32, 33
9	Intramandibuläre Portion des M. adductor mandibulae	14
10	M. intermandibularis	13, 32, 34
11	M. adductor arcus palatini	12, 14, 32, 33

		Abbildung
12	M. adductor hyomandibularis	14
13	M. adductor operculi	14
14	M. levator operculi	14, 32, 33
15	M. protractor hyoidei	13, 32, 34
16	M. hyohyoideus ventralis	13, 14, 32, 34
17	M. hyohyoideus dorsalis	13, 14, 32, 33, 34
18	Musculi tensores der Radii branchiostegi	14, 32, 34
19	M. interbranchialis 1	15, 16, 17
20	M. interbranchialis 2	15, 16, 17
21	M. interbranchialis 3	15, 16
22	M. interbranchialis 4	15, 16
23	M. interbranchialis medialis 4 (M. adductor arcuum)	15, 17
24	M. interarcualis lateralis 1	35, 36, 37
25	M. interarcualis lateralis 2	35, 36, 37
26	M. interarcualis lateralis 3	35, 36, 37
27	M. levator arcus branchialis externus 1	15, 17, 35, 37
28	M. levator arcus branchialis externus 2	15, 17, 35, 37
29	M. levator arcus branchialis externus 3	15, 17, 35, 37
30	M. levator arcus branchialis externus 4	15, 17, 35, 37
31	M. levator arcus branchialis internus 2	15, 17, 35, 37
32	M. levator arcus branchialis internus 3	9, 15, 17, 35
33	M. levator arcus branchialis posterior	15, 17, 35, 37
34	M. obliquus dorsalis	9, 15, 17, 35
35	M. obliquus inferior 1	35, 37
36	M. obliquus inferior 2	35. 37
37	M. obliquus inferior 3	35
38	M. pharyngoarcualis I (M. obliquus lateralis dorsalis)	15. 16. 17. 35. 36. 37
39	M. pharyngoarcualis II	15, 35, 36, 37
40	M. retractor ossium pharyngealium	9, 15, 35, 37
41	M. transversus dorsalis anterior (M. obliquo-transversus von Dietz)	15. 17. 35
42	M. transversus dorsalis posterior	9. 15. 35
43	M. trapezius	17. 37
44	M. obliquus ventralis 1	16. 17. 36. 37
45	M. obliquus ventralis 2	16. 17. 36. 37
46	M. obliquus ventralis 3	16. 17. 36. 37
47	M. obliquus ventralis 4 (M. interarcualis III—IV von Dietz)	16. 17. 36. 37
48	M. obliquus ventralis lateralis 1 (Lubosch)	36. 37
49	M. transversus ventralis anterior	16. 36. 37
50	M. transversus ventralis posterior	16. 36. 37
51	M. subarcualis rectus	16. 17, 36, 37
52	M. pharyngo-clavicularis externus	16. 17, 36, 37
53	M. pharyngo-clavicularis internus	15. 16, 17, 36, 37
54	M. constrictor pharyngis	15
55	M. sphincter oesophagi	15, 16, 35, 36, 37
56	M. sternohyoideus	17, 32, 34, 37
57	Rumpfmuskulatur	11, 12. 32, 33, 34

		Abbildung
57_a	Am Hyomandibulare ansetzende Portion der Rumpfmuskulatur von Ammodytes tobianus L.	14
$58_{a, b}$	Muskeln zwischen dem Schädel und Schultergürtel von Callionymus lyra L.	33, 37
59	Muskulatur der Brustflossen	11, 12, 32, 33, 34
60	Muskulatur der Bauchflossen	32, 34
I	Ligamentum primordiale	5, 8, 18, 19
II	Ligamentum maxillo-mandibulare mediale	5, 18, 19, 24. 32, 34
III	Ligamentum maxillo-mandibulare anterius	5, 11, 12, 18, 19
IV	Ligamentum mesethmo-maxillare von Ammodytes und Ligament zwischen den Lateralethmoiden und d. Maxillaria von Callionymus	5, 8, 11, 12, 18, 19, 28
V	Ligamentum palato-maxillare	5, 8, 11, 12, 28
VI	Ligamentum palato-praemaxillare	8, 12
VII	Ligamentum intermaxillare	8
VIII	Ligamentum maxillo-praemaxillare	26, 27
IX	Sehnenplatte zwischen den beiderseitigen Palatina und den rostralen Gelenkknorpeln von Callionymus lyra L.	28
X	Sehnenplatte zwischen den beiderseiseitigen Lacrymalia und den Maxillaria von Callionymus lyra L.	28
XI	Ligament zwischen Palatinum und Vomer	5, 14, 29
XII	Ligamentum mandibulo-interoperculare	5, 11, 12, 13, 14, 18, 19, 24, 32, 34
XIII	Laterales Band der Articulatio quadrato-mandibularis	13
XIV	Mediales Band der Articulatio quadrato-mandibularis	14
XV	Band zwischen den beiden Hyalia	31
XVI	Sehnige Verbindung zwischen Cop_1 und den beiden Hypohyalia	31
XVII	Band zwischen den ventralen Enden der Hypobranchialia und der Cop_1	31, 36
XVIII	Band zwischen dem ventralen Ende des Hypobranchiale 2 und der Cop_2	31
XIX	Sehnige Verbindung zwischen den untersten Radii branchiostegi, den Hypohyalia und dem Glossohyale	13
XXIII	Sehne der intramandibulären Portion des M. adductor mandibulae	14
XXIV	Zum Praeoperculum und lateralen Rand des Quadratums führende Sehne des M. adductor mandibulae	11, 12
XXV	An der medialen Fläche des Quadratums inserierende Sehne der intramandi-	

		Abbildung
	bulären Portion des M. adductor mandibulae	14
XXVI	Lateral an die Mandibula ansetzende Sehne des M. adductor mandibulae ..	32, 34
XXVII	An die Maxilla ansetzende Sehne des M. adductor mandibulae	26, 32, 33, 34
XXVIII	Sehne vom Urohyale zum Hypohyale ..	10, 14, 16, 37
XXIX	Bänder zwischen den ventralen Kiemenbögen	36

X. Literaturverzeichnis

Allis, E. P.: The Premaxillary and Maxillary Bones and the Maxillary and Mandibular Breathing Valves of *Polypterus bichir*. Anat. Anz. *18*, Nr. 11, 12 (1900).

— The Cranial Anatomy of the Mail-cheeked Fishes. Zoologica, Stuttgart, *22*, 57, 219 pp. (1909).

Aurich, H.: Die Phallostethiden (Unterordnung *Phallostethoidea* Myers). Int. Rev. Hydrobiol. *34*, 263—286 (1937).

Bahr, K.: Der kleine Sandaal (*Ammodytes tobianus* L.) der Ostsee. Z. Fischerei *33*, 125—219 (1935).

Berg, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin (1958).

Bruun, A. Fr.: Observations on North Atlantic Fishes. 1. *Acanthocottus lilljeborgi*, 2. The *Ammodytes lancea* group. Vid. Medd. Dansk naturh. Foren. Copenhagen, *104*, 322—340 (1941).

Delsman, H. C.: Fishes with protrusile mouths. Treubia *6*, 98—106 (1925).

Dietz, P. A.: Verglijkende Anatomie van de Kaaken u. Kieuwboogspieren der Teleostei. Leyden (1912).

— Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. Mitt. zool. Stat. Neapel *22*, 99—162 (1914/21).

Dobben, W. H. van: Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. Arch. Néerl. Zool. *2*, 1—72 (1937).

Duncker, G. u. Mohr, E.: Die nordeuropäischen *Ammodytes*-Arten des Hamburger Zoologischen Museums. Zool. Anz. *110*, 216—220 (1935).

— — Revision der *Ammodytidae*. Mitt. zool. Mus. Berlin, *24* (1939).

Eaton, T. H.: Evolution of the Upper Jaw Mechanism in Teleost Fishes. J. Morphol. *58*, 157—169 (1935).

— An Adaptive Series of Protractile Jaws in Cichlid Fishes. J. Morphol. *72*, 183—190 (1943).

Edwards, L. F.: The Protractile Apparatus of the Mouth of the Catostomid Fishes. Anat. Rec. *33*, 257—270 (1926).

Ehrenbaum, E.: Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. In: Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, herausgeg. von H. Lübbert, E. Ehrenbaum und A. Willer, *2* (1936).

Fiebiger, J.: Über den Bau und die Mechanik des Karpfenrüssels. Z. mikroskop.-anat. Forsch. *27*, 582—612 (1931).

Forest, J.: Observations sur deux Ammodytidés des Côtes françaises, *Ammodytes lanceolatus* Lesauvage et *Ammodytes lancea* Cuvier. J. Conseil int. Expl. Mer. Copenhague, *16*, 2, 179—181 (1950).

Gregory, W. K.: Fish-sculls, a Study of the Evolution of Natural Mechanisms. Trans. Amer. Philos. Soc. *33*, 75—480 (1933).

Gross, W.: Mundzähne und Hautzähne der Acanthodier und Arthrodiren. Palaeontogr. Stuttgart, (A) *109*, 1, 2, 1—40 (1957).

Günther, K.: Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen. In: „Moderne Biologie", Festschr. f. H. Nachtsheim. 55—93 (Berlin, F. W. Peters) (1950).

— Das Wangenproblem und das Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung in der funktionellen Genese des Visceralcraniums der Teleostier. Zool. Anz. *151*, 157—166 (1953).

Günther, K. u. Deckert, K.: Morphologisch-anatomische und vergleichend ökologische Untersuchungen über die Leistungen des Viscerocranial-Apparates bei Tiefseefischen der Gattung *Cyclothone (Teleostei, Isospondyli)*. Z. Morphol. Ökolog. *42*, 1—66 (1953).

— — Zweiter Versuch einer morphologisch-anatomischen Funktionsanalyse der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate von Tiefseefischen. Zool. Beitr., (N. F.) *1*, 241—365 (1955).

— — Morphologie und Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Tiefseefischen der Gattungen *Malacosteus* und *Photostomias (Teleostei, Isospondyli, Stomiatoidea, Malacosteidae)*. Dana Report *49*, 1—54 (1959).

— — Neue Untersuchungen über die funktionellen Auswirkungen der caudalventralen Verlängerung des Kieferstiels bei Knochenfischen. IV. Das Viscerocranium von *Harpodon nehereus* Ham. Buch. *(Iniomi, Harpodontidae)*. Zool. Beitr., (N. F.) *5*, 241—280 (1960).

Höller, P.: Funktionelle Analyse des Hechtschädels. Morphol. Jb. *76*, 1, 279—320 (1935).

Hofer, H.: Über den Kiefermechanismus von *Zeus pungio*. Zool. Jb. (Anat.) *64*, 483—510 (1938).

— Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei Knochenfischen. Zool. Jb. (Anat.) *69*, 321—404 (1945).

Holmquist, O.: Der Musculus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen. Lunds Univ. Aarskrift (N. F. 2), 6, Nr. 6, 25 pp. (1910).

— Studien in der von den N. N. Trigeminus und Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. Lunds Univ. Aarskrift (N. F. 2), 7, Nr. 7, 1—79 (1911).

Jones, D. T.: The protractile Apparatus of the Mouth of the Pumpkinseed Sunfish, *Eupomotis gibbosus* L. Anat. Rec. *31*, 173—191 (1925).

Jourdain: Muscles de l'appareil maxillo-mandibulaire de quelques poissons osseux. Rev. Sci. nat. Montpellier *7*, 36—41 (1878).

— Sur les Ammodytes des Côtes de la Manche. Rev. Sci. nat. Montpellier (2) *1*, 203—210 (1879).

Kändler, R.: Untersuchungen über Fortpflanzung, Wachstum und Variabilität der Arten des Sandaales in Ost- und Nordsee, mit besonderer Berücksichtigung der Saisonrassen von *Ammodytes tobianus* L. Kiel. Meeresforsch. *5*, 45—145 (1941).

Kampf, W.: Vergleichende funktionsanalytische Untersuchungen an den Viscoerocranien einiger räuberisch lebender Knochenfische. Zool. Beitr. *6*, 391—496 (1961).

Kirchhoff, H.: Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. Zool. Jb. (Anat.) *76*, 461—540 (1958).

Lubosch, W.: Die Kaumuskeln der Teleostier. Morphol. Jb. *61*, 49—220 (1929).

— Muskeln des Kopfes: Viszerale Muskulatur, B. Teleostier. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, herausgeg. von L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, *5*, p. 1011 (1938).

Kyle, H. M.: The Classification and Phylogeny of the *Teleostei anteriores*. Wiss. Meeresunters., Kiel, (N. F.), *14*, Nr. 2, 1923. Abt. Helgoland.

Mohr, E.: *Teleostei Physoclisti*, 4. *Ammodytiformes*. In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, herausgeg. von G. Grimpe u. E. Wagler, XII. g (1928).

— *Teleostei Physoclisti*, 8. *Trachiniformes. In:* Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, herausgeg. von G. Grimpe u. E. Wagler, XII. g, 107—113 (1928).

Parr, A. E.: The Stomiatoid Fishes of the Suborder *Gymnophotodermi*. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. *3*, 2, 123 pp. (1927).

Petersen, H.: Studien zur vergleichenden und allgemeinen Mechanik des Tierkörpers. I: Das Kiefergelenk des Kabeljaus, *Gadus morrhua*. Roux Arch. *39*, 51—111 (1914).

Raitt, D. S.: A Preliminary Account of the Sandeels of Scottish Waters. J. Conseil int. Expl. Mer. Copenhague, *9*, Nr. 3, 365—372 (1934).

Rauther, M.: Echte Fische. In: Bronn, Kl. Ord. Tierr. *6*, 1, 2, 4 (1933).

Regan, C. T.: The Classification of the Percoid Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), *12*, 111—145 (1913).

— The Morphology of a rare Oceanic Fish. *Stylophorus chordatus* Shaw. based on Specimens collected in the Atlantic by the „Dana" Expeditions 1920—1922. Proc. R. Soc. London, *96*, 193—207 (1924).

Regan, C. T., and Trewavas, E.: The Fishes of the Families *Stomiatidae* and *Malacosteidae*. Oceanogr. Rpts. „Dana" Exped. 1920—1922, *6*, 143 pp. (1930).

Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München, Leibnitz Verlag (1948).

Souché, G.: Sur un Muscle particulier des Poissons osseux. Proc. verb. Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux, 25—29 (1932).

— Morphologie comparative des Muscles élévateurs de la Mandibule chez les Poissons. Mém. Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux (7), *3*, 1—293 (1932).

— Contribution à l'étude anatomique et comparative du muscle pterygo-maxillaire chez les Poissons osseux. Bull. Sta. biol. Arcachon, *29*, 41—82 (1932).

Spalteholz: Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten. Leipzig (1911).

Starks, E. Ch.: The Sesamoid Articular: A Bone in the Mandible of Fishes. Stanford Univ. Publ. *31*, 40 pp. (1916).

— The Osteology and Relationships of the Uranoscopoid Fishes. Stanford Univ. Publ. (Biol.) *3*, 3, 259—290 (1923).

— Bones of the Ethmoid Region of the Fish Skull. Stanford Univ. Publ. (Biol.) *4*, 3, 301—302 (1926).

— The Primary Shoulder Girdle of the Bony-Fishes. Stanford Univ. Publ. (Biol.) *6*, 2, 149—239 (1930).

Thilo, O.: Das Maulspitzen der Fische: Das Entstehen und Vergehen seiner Mechanik. Biol. Zbl. *40*, 216—238 (1920).

Tschernavin, V. V.: On the Mechanical Working of the Head of Bony Fishes. Proc. zool. Soc. London, *118*, 129—143. (1948).

— The Feeding Mechanisms of a Deep Sea Fish *(Chauliodus slonei* Schneideri), 101 pp., (London BMNH) (1953).

Vetter, B.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. 1. Teil. Jena. Z. Naturw. *8*, 405—458 (1874).
— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. 2. Teil. Jena. Z. Naturw. *12*, 431—450 (1878).
Woskoboinikoff, M. M.: Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. Zool. Jb. (Anat.) *55*, 316—448 (1932).

Lebenslauf

Am 30. 7. 1929 wurde ich, Hermann, Hans, Dietrich Kayser, als Sohn des Postbaurats Arnold Kayser und seiner Ehefrau Magdalene Kayser, geb. Zickert, in Berlin-Spandau geboren. Nach vier Jahren Grundschule wurde ich Schüler des Kantgymnasiums in Spandau. Infolge der Kriegsereignisse besuchte ich 1943 das Viktoria-Gymnasium in Potsdam und 1944 das Gymnasium in Teplitz-Schönau. Im Februar 1945 wurde ich zum Volkssturm eingezogen. Nach meiner Entlassung bei Kriegsende kehrte ich nach Berlin-Spandau zurück und legte am 8. 6. 1949 die Reifeprüfung am Kantgymnasium in Spandau ab. Nach kurzer Tätigkeit als Zeichner am Botanischen Museum in Berlin-Dahlem trat ich im Herbst 1949 in die Technische Berufsfachschule des Lette-Vereins ein und bestand am 19. Juli 1951 die Abschlußprüfung als Technischer Assistent für chemische und biologische Laboratorien.

Am 30. 10. 1951 wurde ich in der Freien Universität Berlin immatrikuliert. Ich studierte Zoologie (Prof. Dr. Ulrich, Prof. Dr. Herter, Prof. Dr. Günther, Prof. Dr. Kemper), Allgemeine Biologie und Genetik (Prof. Dr. Nachtsheim, Prof. Dr. Lüers), Botanik (Prof. Dr. Drawert, Prof. Dr. Pilger, Dr. Schulze), Chemie (Prof. Dr. Lautsch, Prof. Dr. Lorenz, Prof. Dr. Jahr), Physik (Prof. Dr. Lassen), Mathematik (Prof. Dr. Ueberreiter) und Philosophie (Prof. Dr. Kanthack, Prof. Dr. Weischedel).

Hermann Kayser